VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СОЮЗА ССР

КЛАССИКИ НАУКИ



ГРЕГОР МЕНДЕЛЬ

ОПЫТЫ НАД РАСТИТЕЛЬНЫМИ ГИБРИДАМИ

Редакция и комментарии
А. Е. ГАЙСИНОВИЧА

Статьи
Н. И. Вавилова и Б. Л. Астаурова



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1965

СЕРИЯ «КЛАССИКИ НАУКИ»

Серия основана академиком *С. И. Вавиловым*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

академик *И. Г. Петровский* (председатель), академик *А. А. Имшенецкий*, академик *Б. А. Казанский*, член-корреспондент АН СССР *Б. Н. Делоне*, член-корреспондент АН СССР *Б. М. Кедров*, профессор *И. В. Кузнецов* (зам. председателя), профессор *Ф. А. Петровский*, профессор *Л. С. Полак*, профессор *Н. А. Фигуровский*, профессор *И. И. Шафрановский*

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

член-корреспондент АН СССР *Б. Л. АСТАУРОВ*


ОПЫТЫ НАД РАСТИТЕЛЬНЫМИ ГИБРИДАМИ
Г. МЕНДЕЛЬ

ОПЫТЫ НАД РАСТИТЕЛЬНЫМИ ГИБРИДАМИ

1865

ОПЫТЫ НАД РАСТИТЕЛЬНЫМИ ГИБРИДАМИ[1]

(Доложено в заседаниях 8 февраля и 8 марта 1865 г.) [2]

ВСТУПИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Поводом к постановке обсуждаемых здесь опытов послужили искусственные оплодотворения, произведенные у декоративных растений с целью получить новые разновидности по окраске [3]. Поразительная закономерность, с которой всегда повторялись одни и те же гибридные формы при оплодотворении между двумя одинаковыми видами, дала толчок к дальнейшим опытам, задачей которых было проследить развитие гибридов в их потомках.

С неутомимым рвением этой задаче посвятили часть своей жизни такие тщательные наблюдатели, как Кёльрейтер [4], Гэртнер [5], Герберт [6], Лекок [7], Вихура [8] и др. В особенности Гэртнер в своем сочинении «Получение бастардов в растительном царстве» изложил очень ценные наблюдения [9]. Вихура же недавно опубликовал основательные исследования над бастардами [10] у ив. Если до сих пор не удалось установить всеобщего закона образования и развития гибридов, то это не удивит того, кто знает объем задачи и может оценить трудности, которые приходится преодолевать в такого рода опытах. Окончательное решение этого вопроса может быть достигнуто только тогда, когда будут произведены детальные опыты в различнейших растительных семействах. Кто пересмотрит работы в этой области, тот убедится, что среди многочисленных опытов ни один не был произведен в том объеме и таким образом, чтобы можно было определить число различных форм, в которых появляются потомки гибридов, с достоверностью распределить эти формы по отдельным поколениям и установить

их взаимные численные отношения [11]. Надо было обладать известным мужеством, чтобы предпринять такую обширную работу; однако это представляется единственным путем для достижения окончательного решения вопроса, имеющего немаловажное значение для истории развития органических форм.

Настоящая статья представляет попытку такого детального опыта. Соответственно этому последний был ограничен маленькой растительной группой и ныне, по истечении восьми лет, в основном закончен [12]. Соответствует ли план, по которому расположены и проведены отдельные опыты, поставленной задаче — пусть решает благосклонная критика.

ВЫБОР ПОДОПЫТНЫХ РАСТЕНИЙ

Значение и ценность каждого опыта обусловливается пригодностью вспомогательных средств и целесообразным их применением. Так и в данном случае не безразлично, какие растительные виды выбраны в качестве опытных растений и как были проведены опыты.

Выбор растительной группы, которая будет служить опытам подобного рода, должен быть сделан с наивозможной осторожностью, если мы не хотим подвергнуть риску самый успех опыта.

Эти опытные растения должны непременно:

1. Обладать константно различающимися (differirende) признаками [13].

2. Гибриды их должны быть или сами защищены во время цветения от влияния чужеродной пыльцы, или могут быть легко защищены.

3. Гибриды и их потомки в последовательных поколениях не должны страдать никаким заметным нарушением плодовитости.

Искажения от чужой пыльцы, попавшей во время опыта и оставшиеся незамеченными, должны привести к совершенно ошибочным представлениям. Пониженная плодовитость или полное бесплодие отдельных форм, появляющиеся часто у потомков многих гибридов, могут очень затруднить опыты или даже совсем помешать им. Чтобы выяснить отношения, в которых стоят гибридные формы друг к другу и к исходным видам (Stammarten), необходимо, чтобы все члены ряда подверглись наблюдению полностью в каждом отдельном поколении.

Особенное внимание было с самого начала обращено на бобовые вследствие особенного строения их цветка. Опыты, поставленные со многими членами этого семейства, привели к выводу, что род Pisum

вполне удовлетворяет выставленным требованиям. Некоторые самостоятельные формы из этого рода обладают константными, легко и определенно различаемыми признаками и дают при взаимном оплодотворении в своих гибридах совершенно плодовитых потомков. Чужая пыльца также редко является помехой, так как половые органы плотно закрыты лодочкой, и пыльники лопаются еще в бутоне, благодаря чему рыльце покрывается пыльцой до расцветания. Это обстоятельство особенно важно. Как дальнейшее преимущество заслуживают упоминания легкость культивирования их как на свободе, так и в горшках, а также их относительно короткий вегетационный период. Искусственное оплодотворение несколько затруднительно, но почти всегда удается. Для этой цели надо раскрыть еще не совсем раскрывшийся бутон, удалить лодочку и осторожно вынуть каждую тычинку при помощи пинцета, после чего можно тотчас же нанести на рыльце чужую пыльцу.

От разных семенных фирм было получено 34 более или менее различных сорта гороха, которые были подвергнуты двухлетнему испытанию. У одного сорта при большем числе одинаковых растений наблюдались также и значительно уклоняющиеся формы. Эти последние в следующем году не варьировали и вполне согласовались с другим видом, полученным от той же семенной фирмы. Без сомнения семена были здесь подмешаны случайно. Все другие сорта давали одинаковое и константное потомство; по крайней мере в двух испытательных годах не наблюдалось никакого существенного изменения. Из них было выбрано для оплодотворения 22 [сорта], которые высаживались ежегодно, пока продолжался опыт. Все без исключения оказались надежными.

Систематическая группировка их затруднительна и неопределенна. Если применить к ним наиболее строгое определение вида, по которому к нему относятся только те индивиды, которые в совершенно одинаковых условиях имеют совершенно одинаковые признаки, то нельзя было бы насчитать и двух из них, принадлежащих к одному виду. Между тем по мнению специалистов большинство этих растений принадлежит к виду *Pisum sativum*, остальные же рассматривались и описывались то как подвиды *P. sativum*, то как самостоятельные виды *P. quadratum*, *P. saccharatum*, *P. umbellatum*. Впрочем, определение места, которое отводится этим растениям в системе, не имеет значения для опыта, о котором идет речь. Насколько мало удалось провести резкую границу между видами и разновидностями, настолько же мало удалось доселе и установить существенное различие между гибридами видов и разновидностей.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ПОРЯДОК ОПЫТОВ

Если подвергнуть скрещиванию два растения, константно различных в одном или нескольких признаках, то, как показывают многочисленные опыты, общие признаки переходят неизменными к гибридам и их потомкам; напротив, каждая пара различающихся признаков соединяется в гибриде в новый признак, который у потомков подвергается обыкновенно изменениям. Задачей опыта и было наблюдать эти изменения для каждой пары различающихся признаков и установить закон, по которому они переходят в следующих друг за другом поколениях. Поэтому опыт распадается на ряд отдельных экспериментов по числу наблюдаемых у опытных растений константно различающихся признаков.

Различные, выбранные для оплодотворения формы гороха обнаруживали различия в длине и окраске стебля, в величине и форме листьев, в положении, окраске и величине цветов, в длине цветочных побегов, в окраске, форме и величине бобов, в форме и величине семян, в окраске семенной кожуры и белка [14]. Часть приведенных признаков не допускает, однако, точного и резкого разграничения, и различие основывается на трудно подчас определяемом «более или менее». Подобные признаки были неприменимы для отдельных опытов, и последние ограничивались только сопоставлением особенностей, выступавших у растений ясно и определенно. Результат должен был показать в конце концов, наблюдается ли в гибридном соединении согласованность и возможно ли вывести отсюда суждение о тех признаках, которые имеют подчиненное значение.

Взятые для опытов признаки сводятся:

1) к различию формы зрелых семян. Они либо шаровидные или кругловатые, так что углубления, если таковые вообще имеются, поверхностны, либо они неправильно-угловатые и глубокоморщинистые (*P. quadratum*);

2) к различию окраски белка (эндосперма). Белок зрелых семян либо окрашен в бледно-желтый, светло-желтый или оранжевый цвет, либо обладает более или менее интенсивной зеленой окраской. Это различие легко обнаруживается на семенах, так как их кожура прозрачна;

3) к различию окраски семенной кожуры. Эта последняя или окрашена в белый цвет, с чем связана постоянно белая окраска цветов, или же она серая, коричнево-серая, темно-коричневая с лиловыми точечками или без них, и тогда окраска флага лиловая, крыльев —

пурпуровая, а стебля у пазух листьев — красноватая. Серая кожура семян становится в кипящей воде черно-коричневой;

4) к различию формы зрелых бобов. Последние или просто выпуклы, нигде не суживаясь, или же они с глубокими перехватами между семенами и более или менее морщинисты (*P. saccharatum*);

5) к различию окраски незрелого боба. Он окрашен или от светло- до темно-зеленого или в ярко-желтый цвет; эта окраска распространяется также на стебель, жилки листьев и чашечку *;

6) к различию в расположении цветов. Они или пазушные, т. е. распределены по всей оси, или являются верхушечными, собраны на конце оси и располагаются в короткий полузонтик; при этом верхняя часть стебля в поперечном сечении более или менее расширена (*P. umbellatum*);

7) к различию длины оси. Длина оси у отдельных форм очень различна, хотя для каждой является константным признаком и у здоровых растений, выросших на одинаковой почве, подвержена лишь незначительным изменениям. В опытах с этим признаком для надежного различения длинные оси в 6—7′ всегда соединялись с короткими в $^3/_4$′ до $1^1/_2$′.

Приведенные попарно различающиеся признаки соединялись посредством оплодотворения. Для

1	опыта	было	произведено	60	оплодотворений	у 15	растений
2	»	»	»	58	»	10	»
3	»	»	»	35	»	10	»
4	»	»	»	40	»	10	»
5	»	»	»	23	»	5	»
6	»	»	»	34	»	10	»
7	»	»	»	37	»	10	»

Из большого числа растений одного вида выбирались для оплодотворения только самые сильные. Слабые экземпляры дают всегда ненадежные результаты, потому что уже в первом поколении гибридов, и еще больше в последующих, многие потомки или совсем не достигают стадии цветения, или дают лишь небольшое число плохих семян.

Затем во всех опытах производилось взаимное скрещивание таким образом, что те из каждой пары видов, которые при одних оплодотво-

* Один вид имеет красивую коричнево-красную окраску боба, которая со временем переходит в лиловую и голубую. Опыт с этим признаком был начат только в истекшем году.

рениях служили семенными растениями, в других употреблялись как пыльцевые.

Растения выращивались на садовых грядках, причем небольшая часть помещалась в горшках и удерживалась посредством кольев, ветвей деревьев и протянутых шнуров в естественном прямом положении. Для каждого опыта часть растений в горшках переносилась на время цветения в вегетационный домик. Они служили контролем для основного опыта в саду, на случай возможных нарушений (в результате опыления) насекомыми. Из посещающих горох опасным для опыта может быть вид жука *Bruchus pisi*, если он появляется в большом количестве. Самка этого вида, как известно, откладывает свои яйца в цветы и открывает при этом лодочку; на ножках одного экземпляра, который был пойман в цветке, в лупу можно было ясно различить несколько пыльцевых зерен. Здесь следует упомянуть еще одно обстоятельство, которое может вызвать вмешательство чужой пыльцы. В единичных, редких случаях бывает, что определенные части во всем остальном совершенно нормально развивающегося цветка искривляются, чем вызывается частичное обнажение половых органов. Так, наблюдалось недостаточное развитие лодочки, причем столбик и пыльники частью оставались незакрытыми. Также случается иногда, что пыльца не достигает полного развития. В этом случае во время цветения происходит постепенное удлинение столбика, пока рыльце не покажется на конце лодочки. Это замечательное явление наблюдалось также у гибридов Phaseolus и Lathyrus.

Однако опасность от загрязнения чужой пыльцой у Pisum ничтожна и ни в коем случае не может нарушить общего результата. Среди 10 000 растений, которые были точно исследованы, лишь в единичных случаях подмесь чужой пыльцы была несомненной. Так как в вегетационном домике никогда не наблюдалось таких нарушений, то можно допустить, что причиной их являются *Bruchus pisi* и, может быть, также указанные выше ненормальности в строении цветка.

ФОРМА ГИБРИДОВ [15]

Уже те опыты, которые были предприняты в прежние годы с декоративными растениями, показали, что гибриды, как правило, не представляют собой точной промежуточной формы между исходными видами. Для отдельных, более бросающихся в глаза признаков, например относящихся к форме и величине листьев, к опушению отдельных час-

тей и т. д., у гибридов действительно наблюдаются средние образования; в других случаях, напротив, один из обоих исходных признаков настолько преобладает, что трудно или совсем невозможно обнаружить в гибриде другой [16].

Так же обстоит с гибридами у Pisum. Каждый из семи перечисленных выше признаков у гибрида либо настолько тождествен с одним из двух признаков исходных форм, что другой ускользает от наблюдения, либо же так сходен с таковым, что нельзя установить достоверного различия между ними. Это обстоятельство очень важно для определения и группировки форм, в которых появляются потомки гибридов. В дальнейшем изложении те признаки, которые переходят в гибридные соединения совершенно неизмененными или почти неизмененными, и тем самым представляющие признаки гибридов, будут обозначаться как доминирующие, а те, которые становятся при гибридизации латентными,— как рецессивные. Выражение «рецессивный» выбрано потому, что обозначенные таким образом признаки в гибридах или уступают место другим, или совсем исчезают, хотя, как это будет показано позднее, у потомков последних они вновь появляются неизмененными [17].

Далее, было доказано всеми опытами, что совершенно безразлично, принадлежит ли доминирующий признак семенному или пыльцевому растению,— гибридная форма остается в обоих случаях той же самой. Это интересное явление было отмечено также Гэртнером, указавшим на то, что даже самый опытный знаток не в состоянии узнать по гибриду, к какому из двух объединившихся видов относилось семенное растение и к какому — пыльцевое [18].

Из различающихся признаков, участвовавших в опытах, следующие являются доминирующими:

1) круглая или кругловатая форма семян с поверхностными углублениями или без них [19];

2) желтая окраска белка семян;

3) серая, серовато-коричневая или темно-коричневая окраска семенной кожуры в соединении с лилово-красными цветами и красноватым пятном в листовых пазухах;

4) простая выпуклая форма боба;

5) зеленая окраска незрелого боба, в соединении с такой же окраской стебля, жилок листа и чашечки;

6) распределение цветов вдоль по стеблю;

7) длина большей оси.

Что касается последнего признака, то следует отметить: длина оси у гибрида обычно превосходит таковую даже большей из обеих исходных осей: это, вероятно, должно быть отнесено исключительно за счет большой пышности, которой достигают все части растения, когда соединяются оси весьма различной длины. Так, например, при многократно повторенных опытах оси длиною в 1′ и 6′ при гибридном соединении всегда давали оси, длина которых колебалась между 6′ и 7½′ [20]. Кожура семян гибридов часто сильнее покрыта крапинами, и крапины сливаются подчас в маленькие голубовато-лиловые пятна. Пятнистость появляется часто даже тогда, когда она отсутствует в исходных признаках [21].

Гибридная форма семян и [окраска] белка развиваются непосредственно после искусственного оплодотворения, под прямым воздействием чужой пыльцы. Их можно наблюдать поэтому уже в первом опытном году, тогда как все другие признаки появляются только в следующем году на тех растениях, которые выращиваются из оплодотворенных семян [22].

ПЕРВОЕ ПОКОЛЕНИЕ ГИБРИДОВ

В этом поколении наряду с доминирующими признаками вновь появляются также рецессивные со всеми их особенностями и притом в ясно выраженном среднем отношении 3 : 1, так что из каждых четырех растений этого поколения три получают доминирующий и одно рецессивный признаки. Это касается всех без исключения признаков, введенных в опыты. Угловатая морщинистая форма семян, зеленая окраска белка, белая окраска семенной кожуры и цветка, перехваты на бобах, желтая окраска незрелого боба, стебля, чашечки и жилок листьев, полузонтичная форма цветочного побега и карликовая ось появляются вновь в приведенных численных отношениях без существенного изменения. Переходных форм не наблюдалось ни в одном опыте.

Так как гибриды, которые получаются от двух взаимных скрещиваний, обладают совершенно одинаковой формой и в их дальнейшем развитии не наблюдается никакого заметного отклонения, то для каждого опыта обоюдные результаты можно подвести под один счет. Числовые отношения, которые были получены для каждой пары различающихся признаков, были следующие.

Опыт 1. Форма семян. От 253 гибридов было получено во второй год опытов 7324 семени. Из них круглых или кругловатых было 5474,

а морщинистых угловатых — 1850 семян. Отсюда получается отношение 2,96 : 1 [23].

Опыт 2. Окраска белка. 258 растений дали 8023 семени: 6022 — желтых и 2001 — зеленое; отсюда первые стоят в отношении к последним, как 3,01 : 1.

В обоих этих опытах обыкновенно получалось из каждого боба оба сорта семян. В хорошо развившихся бобах, в среднем содержащих от 6 до 9 семян, часто случалось, что все семена были круглые (опыт 1) или все желтые (опыт 2); наоборот, никогда не наблюдалось, чтобы в одном бобе было больше 5 угловатых или 5 зеленых. По-видимому, здесь нет никакой разницы, развиваются ли бобы у гибридов раньше или позднее, принадлежат ли они главной оси или боковой. У некоторых растений в бобах, образовавшихся ранее других, развивались только отдельные семена, обладавшие тогда только одним из обоих признаков; в более поздно развивающихся бобах отношение оставалось нормальным. Так же как в отдельных бобах, распределение признаков варьирует и у отдельных растений. Иллюстрацией могут служить первые 10 членов из обоих рядов опытов:

	Опыт 1		Опыт 2	
растение	форма семян		окраска белка	
	круглая	угловатая	желтая	зеленая
1	45	12	25	11
2	27	8	32	7
3	24	7	14	5
4	19	10	70	27
5	32	11	24	13
6	26	6	20	6
7	88	24	32	13
8	22	10	44	9
9	28	6	50	14
10	25	7	44	18

Как крайности в распределении обоих признаков семян у единичных растений наблюдалось в первом опыте 43 округлых и только 2 угловатых и далее 14 округлых и 15 угловатых семян. Во втором опыте 32 желтых и только одно зеленое семя, однако также 20 желтых и 19 зеленых.

Эти оба опыта важны для установления средних числовых отношений, так как они и при незначительном числе опытных растений дела-

ют все же возможными выводы вполне определенной средней величины. Однако при подсчете семян во втором опыте требуется внимание, так как у отдельных семян некоторых растений зеленая окраска белка развивается меньше и вначале легко может быть просмотрена. Причина частичного исчезновения зеленой окраски не стоит ни в какой связи с гибридным характером растения, так как то же наблюдается и у родоначальных растений, притом же эта особенность чисто индивидуальная и не передается по наследству. У пышно развивающихся растений такое явление наблюдается чаще. Семена, которые во время своего развития повреждаются насекомыми, часто варьируют в окраске и форме, однако при некотором навыке в сортировке и здесь легко избежать ошибок.

Излишне напоминать, что бобы должны оставаться на растении до тех пор, пока они не вызреют совершенно и не высохнут, так как только тогда полностью развиваются форма и окраска семян.

Опыт 3. Окраска семенной кожуры. Из 929 растений 705 дали лилово-красные цветы и серо-коричневую семенную кожуру; 224 имели белые цветы и белую семенную кожуру. Отсюда следует отношение 3,15 : 1.

Опыт 4. Форма бобов. Из 1181 растения 882 имели простые выпуклые бобы, 299 — с перехватами. Отсюда отношение 2,95 : 1.

Опыт 5. Окраска незрелых бобов. Число опытных растений было 580, из них 428 имели зеленые и 152 желтые бобы. Отсюда отношение первых ко вторым составляет 2,82 : 1.

Опыт 6. Положение цветов. Из 858 случаев в 651 цветы были пазушные и в 207 — верхушечные. Отсюда отношение 3,14 : 1.

Опыт 7. Длина оси. Из 1064 растений 787 имели длинные, 277 — короткие оси. Отсюда отношение друг к другу 2,84 : 1. В этом опыте карликовые растения были осторожно выкопаны и перенесены на особые грядки. Эта предосторожность была необходима потому, что иначе они должны были бы погибнуть между своими высоковьющимися собратьями. Их легко отличить уже в раннем возрасте по задержанному росту и темно-зеленым толстым листьям.

Если резюмировать результаты всех опытов, то среднее отношение между формами с доминирующими и рецессивными признаками окажется равным 2,98 : 1 или 3 : 1.

Доминирующий признак здесь может иметь двойное значение, именно: исходного признака или гибридного признака. В котором из двух значений встречается он в каждом отдельном случае, может решить только ближайшее поколение. Как родоначальный признак он должен

передаваться всем потомкам без изменения, наоборот — как гибридный признак вести себя так же, как в первом поколении.

ВТОРОЕ ПОКОЛЕНИЕ ГИБРИДОВ

Те формы, которые получают в первом поколении рецессивный признак, во втором поколении уже больше не варьируют в отношении этого признака; они остаются в своих потомках константными.

Иначе обстоит дело с теми формами, которые в первом поколении обладают доминирующим признаком. Из них две доли дают потомков, среди которых доминирующий и рецессивный признаки распределяются в отношении 3 : 1, т. е. они ведут себя совершенно так же, как гибридные формы; только одна доля с доминирующим признаком остается константной [24].

Отдельные опыты дали следующие результаты:

Опыт 1. Из 565 растений, выращенных из круглых семян первого поколения, только 193 дали круглые семена и остались затем в этом признаке константными; 372 дали круглые и угловатые семена в отношении 3 : 1. Число гибридных относилось к числу константных, как 1,93 : 1.

Опыт 2. Из 519 растений, выращенных из семян, белок которых в первом поколении имел желтую окраску, 166 дали исключительно желтые, 353 — желтые и зеленые семена, в отношении 3 : 1. Отсюда следовало деление на гибридные и константные формы в отношении 2,13 : 1.

Для каждого из последующих опытов было выбрано 100 растений, которые в первом поколении имели доминирующий признак, и, чтобы проверить его значение, было высеяно от каждого по 10 семян.

Опыт 3. Потомки 36 растений дали исключительно серо-коричневую кожуру семян; из 64 растений получились частью серо-коричневые, частью белые.

Опыт 4. Потомки 29 растений имели только просто выпуклые бобы, потомки 71 — напротив, частью выпуклые, частью с перехватами.

Опыт 5. Потомки 40 растений имели только зеленые бобы, из 60 растений — частью зеленые, частью желтые.

Опыт 6. Потомки 33 растений имели исключительно пазушные цветы, у потомков 67 растений, наоборот, они были то пазушные, то верхушечные.

Опыт 7. Потомки 28 растений получили длинную ось, потомки 72 растений — частью длинную, частью короткую.

В каждом из этих опытов определенное число растений с доминирующим признаком было константно. Для суждения об отношении, в каком происходит выделение форм с остающимся константным признаком, оба первых опыта особенно важны, так как у них можно сравнивать большое число растений. Отношения 1,93 : 1 и 2,13 : 1 дают вместе почти точно среднее отношение 2 : 1. Шестой опыт дал совершенно согласный результат, в других же это отношение более или менее колеблется, как и следовало ожидать при незначительном числе в 100 опытных растений. Пятый опыт, который дал наибольшее отклонение, был повторен, и тогда вместо отношения 60 : 40, было получено отношение 65 : 35. Среднее отношение 2 : 1 является, таким образом, установленным. Отсюда ясно, что из тех форм, которые в первом поколении обладают доминирующим признаком, две доли имеют гибридный характер, но одна доля с доминирующим признаком остается константной.

Отношение 3 : 1, которому следует распределение доминирующего и рецессивного признаков в первом поколении, разлагается поэтому для всех опытов в отношении 2 : 1 : 1, если различать доминирующий признак в его значениях как гибридного и как исходного. Так как члены первого поколения получаются непосредственно из семян гибридов, то теперь ясно, что гибриды по двум различающимся признакам образуют семена, из которых половина дает вновь гибридную форму, тогда как другая дает растения, которые остаются константными и в равных долях содержат доминирующий и рецессивный признаки[25].

ДАЛЬНЕЙШИЕ ПОКОЛЕНИЯ ГИБРИДОВ

Отношения, в которых развиваются и делятся потомки гибридов в первом и во втором поколении, имеют, по-видимому, место и во всех дальнейших поколениях. Первый и второй опыты были проведены уже через 6 поколений, третий и седьмой — через 5, четвертый, пятый и шестой — через 4 поколения, и хотя, начиная с 3-го поколения, бралось небольшое число растений, каких-либо отклонений не наблюдалось. Потомки гибридов делились в каждом поколении в отношении 2 : 1 : 1 на гибридные и константные формы.

Если обозначить через A один из пары константных признаков, например доминирующий, через a — рецессивный и Aa — гибридную

форму, в которой оба признака соединяются, то получается выражение:

$$A + 2Aa + a,$$

обозначающее ряд развития (Entwicklungsreihe) потомков гибридов для каждой пары различающихся признаков.

Сделанное Гэртнером, Кёльрейтером и другими открытие, что гибриды обладают склонностью возвращаться к родоначальным формам, подтверждается вышеупомянутыми опытами. Можно показать, что число гибридов, явившихся в результате одного оплодотворения, начинает от поколения к поколению значительно отставать от числа сделавшихся константными форм и их потомков, но совсем исчезнуть гибриды не могут. Если мы допустим в среднем для всех растений во всех поколениях одинаковую плодовитость и примем дальше, что каждый гибрид образует семена, из которых наполовину опять выходят гибриды, наполовину же константные формы с поделившимися поровну обоими признаками, то численные отношения для потомков в каждом поколении вытекают из нижеследующей сводки, где A и a опять образуют оба исходных признака и Aa — гибридную форму. Для краткости можно предположить, что каждое растение образует в каждом поколении только 4 семени.

Поколение	A	Aa	a	Выраженные в пропорциях: $A : Aa : a$
1	1	2	1	1 : 2 : 1
2	6	4	6	3 : 2 : 3
3	28	8	28	7 : 2 : 7
4	120	16	120	15 : 2 : 15
5	496	32	496	31 : 2 : 31
n				$2^n-1 : 2 : 2^n-1$

В 10-м поколении, например, $2^n - 1 = 1023$. Следовательно, на каждые 2048 растений, которые выходят из этого поколения, приходится 1023 с константно доминирующим признаком, 1023 с рецессивным и только 2 гибрида.

ПОТОМКИ ГИБРИДОВ, В КОТОРЫХ СОЕДИНЕНО НЕСКОЛЬКО РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПРИЗНАКОВ

При обуждавшихся выше опытах употреблялись растения, которые отличались только в одном существенном признаке. Ближайшая задача состояла в том, чтобы исследовать, действителен ли найденный закон

развития каждой пары различающихся признаков также и в том случае, когда несколько различных особенностей соединяются в гибридах при оплодотворении [26].

Что касается общего вида гибридов в этом случае, то опыты согласно показывают, что они ближе к тому из двух основных растений, которое имеет большее число доминирующих признаков. Если, например, семенное растение имеет короткую ось, верхушечные белые цветы и простые выпуклые бобы, пыльцевое растение, наоборот,— длинную ось, пазушные лилово-красные цветы и бобы с перехватами, то гибрид только формой боба напоминает семенное растение, в остальных же признаках он согласуется с пыльцевым растением. Если один из двух основных видов имеет только доминирующие признаки, то гибрид совершенно или почти не отличим от него [27].

Были проведены два опыта с большим числом растений. В первом опыте исходные растения отличались формой семян, окраской белка и цветом семенной кожуры. Опыты с признаками семян ведут к цели проще и вернее.

С целью более легкого рассмотрения различные признаки семенного растения будут обозначены в этих опытах через *A*, *B*, *C*, у пыльцевого растения — *a*, *b*, *c* и гибридные формы этих признаков — *Aa*, *Bb*, *Cc*.

Первый опыт

AB семенное растение	*ab* пыльцевое растение
A форма [семян] круглая	*a* форма [семян] угловатая
B белок желтый	*b* белок зеленый

Семена оплодотворенного [растения] были круглые и желтые, подобные таковым у семенного растения. Выращенные из них растения дали семена четырех сортов, которые часто располагались совместно в одном бобе. В общем от 15 растений получилось 556 семян, из которых было:

315 круглых и желтых,	108 круглых и зеленых,
101 угловатое и желтое,	32 угловатых и зеленых.

Все они были выращены в следующем году. Из круглых желтых семян 11 не взошли и 3 растения не дошли до образования плодов. Из остальных растений имели:

38 круглые желтые семена . . . . *AB*
65 круглые желтые и зеленые семена . . . . *ABb*
60 круглые желтые и угловатые желтые семена . . *AaB*
138 круглые желтые и зеленые, угловатые желтые и зеленые семена . . . . *AaBb*

Из угловатых желтых семян дошли до образования плодов 96 растений, из них имели:

28 только угловатые желтые семена . . . . *aB*
68 угловатые желтые и зеленые семена . . . . *aBb*.

Из 108 круглых зеленых семян принесли плоды 102 растения, из которых имели:

35 только круглые зеленые семена . . . . *Ab*
67 круглые и угловатые зеленые семена . . . . *Aab*.

Угловатые зеленые семена дали 30 растений с совершенно одинаковыми семенами; они остались константными . . . . *ab*.

Таким образом, потомство гибридов появилось в 9 различных формах и частью в очень неодинаковом числе. Если сопоставить и распределить их, то получается:

38	растений с	обозначением	*AB*	68	растений с	обозначением	*aBb*
35	»	»	*Ab*	60	»	»	*AaB*
28	»	»	*aB*	67	»	»	*Aab*
30	»	»	*ab*	138	»	»	*AaBb*.
65	»	»	*ABb*				

Все формы можно расположить в три существенно различные группы. Первая обнимает формы с обозначением *AB, Ab, aB, ab*; они имеют только константные признаки и не меняются в ближайших поколениях. Каждая из этих форм встречается в среднем 33 раза. Вторая группа содержит формы *ABb, aBb, AaB, Aab*; в одном признаке они константны, в других гибридны, и в ближайшем поколении варьируют только относительно гибридного признака. Каждая из них появляется в среднем 65 раз. Форма *AaBb* встречается 138 раз, гибридна в обоих признаках и ведет себя совершенно так же, как гибрид, из которого она произошла.

Если сопоставить числа, в которых появляются формы этих групп, то нельзя не признать средних отношений 1 : 2 : 4. Числа 33, 65, 138 дают вполне удовлетворительное приближение к отношениям: 33, 66, 132.

Ряд (Entwicklungsreihe) состоит, следовательно, из 9 членов, из которых 4 представлены в нем по одному разу каждый и константны в обоих признаках; формы *AB, ab* схожи с исходными видами, обе другие представляют единственные кроме них возможные константные комбинации между соединившимися признаками *A*, *a*, *B*, *b*. Четыре члена встречаются по два раза каждый и в одном признаке константны, в другом — гибридны. Один член встречается 4 раза и является гибридным

в обоих признаках. Таким образом, потомки гибридов, в которых соединены двояко различающиеся признаки, получаются по формуле:

$$AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab + 4AaBb.$$

Этот ряд представляет собой бесспорно комбинационный ряд, в котором связаны почленно оба ряда развития для признаков A и a, B и b. Полное число членов ряда получается комбинированием выражений:

$$A + 2Aa + a$$
$$B + 2Bb + b.$$

Второй опыт

ABC семенное растение	*abc* пыльцевое растение
A форма[семян]круглая	*a* форма [семян] угловатая
B белок желтый	*b* белок зеленый
C кожура серо-коричневая	*c* кожура белая

Этот опыт был проведен совершенно таким же образом, как и предшествующий. Из всех опытов он потребовал наибольшего количества времени и труда. Из 24 гибридов было получено в общем 687 семян, все они были с крапинами, серо-коричневые или серо-зеленые, круглые или угловатые. Из них в следующем году дошли до образования плодов 639 растений, и, как показали дальнейшие исследования, между этими растениями было:

8	растений	*ABC*	22	растения	*ABCc*	45	растений	*ABbCc*
14	»	*ABc*	17	»	*AbCc*	36	»	*aBbCc*
9	»	*AbC*	25	»	*aBCc*	38	»	*AaBCc*
11	»	*Abc*	20	»	*abCc*	40	»	*AabCc*
8	»	*aBC*	15	»	*ABbC*	49	»	*AaBbC*
10	»	*aBc*	18	»	*ABbc*	48	»	*AaBbc*
10	»	*abC*	19	»	*aBbC*			
7	»	*abc*	24	»	*aBbc*			
			14	»	*AaBC*	78	»	*AaBbC*
			18	»	*AaBc*			
			20	»	*AabC*			
			16	»	*Aabc*			

Ряд охватывает 27 членов, из них 8 константны во всех признаках, и каждый встречается в среднем 10 раз; 12 константны в двух признаках, в третьем гибридны, каждый встречается в среднем 19 раз; 6 константны в одном признаке, в двух других гибридны, каждый из них

встречается в среднем 43 раза; одна форма встречается 78 раз и гибридна во всех признаках. Отношения $10:19:43:78$ так близко подходят к отношениям $10:20:40:80$ или $1:2:4:8$, что последние представляют несомненно истинные значения.

Развитие гибридов, если их исходные виды различны в трех признаках, следует поэтому по выражению:

$$ABC + ABc + AbC + Abc + aBC + aBc + abC + abc + 2ABCc + 2AbCc + 2aBCc + \\ + 2abCc + 2ABbC + 2ABbc + 2aBbC + 2aBbc + 2AaBC + 2AaBc + 2AabC + \\ 2Aabc + 4ABbCc + 4aBbCc + 4AaBCc + 4AabCc + 4AaBbC + 4AaBbc + 8AaBbCc.$$

Здесь также мы имеем комбинационный ряд, в котором соединяются между собою ряды развития для признаков A и a, B и b, C и c. Выражения:

$$A + 2Aa + a$$
$$B + 2Bb + b$$
$$C + 2Cc + c$$

дают всех членов ряда. Константные соединения, которые встречаются в этих последних, соответствуют всем возможным комбинациям между признаками A, B, C, a, b, c; два из них, ABC и abc, подобны обоим родителям.

Кроме того, было проведено много опытов с небольшим числом растений, у которых другие признаки связаны гибридно по два и по три; все дают приблизительно одинаковые результаты. Поэтому не подлежит никакому сомнению, что для всех подвергнутых опытам признаков имеет одинаковую силу следующее положение: *потомки гибридов, соединяющих в себе несколько существенно различных признаков, представляют собой членов комбинационного ряда, в котором соединены ряды развития каждой пары различающихся признаков.* Этим одновременно доказывается, что *поведение в гибридном соединении каждой пары различающихся признаков независимо от других различий у обоих исходных растений*[28].

Если n означает число характерных различий у обоих исходных растений, то 3^n есть число членов комбинационного ряда, 4^n — число индивидов, принадлежащих ряду, и 2^n — число соединений, которые остаются константными. Так например, когда исходные виды различны в 4 признаках, ряд содержит $3^4 = 81$ член, $4^4 = 256$ индивидов и $2^4 = 16$

константных форм; или, что то же, между 256 потомками гибридов существует 81 различное соединение, из которых 16 константны.

Все константные соединения, которые возможны у Pisum при комбинации семи характерных признаков, были действительно получены путем повторного скрещивания. Их число выражается в $2^7 = 128$. Этим дается фактическое доказательство тому, что константные признаки, которые встречаются у различных форм родственной растительной группы, могут вступить путем повторного искусственного оплодотворения во все соединения, которые возможны по правилам комбинации.

Опыты, касающиеся времени цветения гибридов, еще не закончены [29]. Насколько позволяют судить полученные доселе данные, оно стоит почти точно посередине между временем цветения семенного и пыльцевого растения, и образование гибридов относительно этого признака происходит таким же образом, как это имеет место для других признаков [30]. Формы, которые будут выбраны для опытов этого рода, должны различаться во времени цветения по меньшей мере на 20 дней; затем необходимо, чтобы семена при посеве были посажены на одинаковую глубину в землю, чтобы достигнуть одновременного прорастания, чтобы затем во время полного цветения принимались в расчет колебания в температуре и вызванные этим частичные ускорения или замедления в расцветании. Ясно, что в этом опыте надо преодолеть различные затруднения, и он требует большого внимания.

Если мы попробуем кратко резюмировать полученные нами результаты, то мы найдем, что те различающиеся признаки, которые легко и определенно устанавливаются в опытных растениях, в гибридном соединении ведут себя совершенно одинаково. Потомки гибридов каждых двух различающихся признаков являются наполовину также гибридами, тогда как другая половина становится константной по признакам семенного и пыльцевого растения в равных частях. Если несколько различающихся признаков соединяется путем оплодотворения в одном гибриде, то потомки последнего являются членами одного комбинационного ряда, в котором соединены ряды развития для каждой пары различающихся признаков.

Полная согласованность, которую обнаруживают подвергнутые опытом признаки, допускает вполне и с полным правом предположение, что подобное же поведение присуще другим признакам, которые выступают у растений менее определенно и поэтому не могут быть применены в самостоятельном опыте. Опыт с цветочными осями различной длины

дал в общем вполне удовлетворительный результат, хотя установление и расположение форм не может быть проведено с той достоверностью, которая необходима для правильных опытов.

ЗАЧАТКОВЫЕ КЛЕТКИ ГИБРИДОВ

Результаты, к которым привели вышеописанные опыты, побудили к дальнейшим исследованиям, которые в случае успеха должны дать объяснение свойств [женских] зачатковых (Keimzellen) и пыльцевых клеток гибридов. Важным опорным пунктом является то обстоятельство, что у Pisum среди потомков гибридов появляются константные формы во всех комбинациях соединившихся признаков. Насколько охватывает опыт, везде подтверждается, что константные потомки образуются только тогда, когда зачатковые клетки и оплодотворяющая пыльца однородны, причем и те и другие снабжены задатками (Anlagen), способными давать совершенно одинаковые индивиды, как это происходит и при нормальном оплодотворении чистых видов. Поэтому мы должны по необходимости принять, что при возникновении константных форм у гибридного растения объединяются совершенно одинаковые факторы. Так как *одним и тем же* растением и даже *в одном и том же* цветке этого последнего производятся различные константные формы, то будет последовательным признать, что в завязях гибридов образуется столько различных зачатковых клеток (зародышевых пузырьков) и в пыльниках столько различных пыльцевых клеток, сколько возможно *константных* комбинаций, и что эти зачатковые и пыльцевые клетки соответствуют по своим внутренним свойствам отдельным формам.

Действительно, теоретическим путем можно показать, что этого предположения совершенно достаточно, чтобы объяснить развитие гибридов в отдельных поколениях, если в то же время допустить, что различные виды зачатковых и пыльцевых клеток у гибридов образуются в среднем в одинаковом числе [31].

С целью подвергнуть эти предположения экспериментальной проверке были намечены следующие опыты: две формы, константно различные по форме семян и окраске белка, были соединены путем оплодотворения между собою.

Если обозначить различающиеся признаки опять через A, B, a, b, то были взяты:

AB семенное растение	ab пыльцевое растение
A круглая форма [семян]	a угловатая форма [семян]
B желтый белок	b зеленый белок.

Семена искусственно оплодотворенных [растений] были высеяны вместе с семенами обоих исходных растений, и самые сильные экземпляры были выбраны для взаимного скрещивания. Были оплодотворены:

1) гибриды пыльцой от *AB*,
2) » » » *ab*,
3) *AB* » » гибрида,
4) *ab* » » гибрида[32].

В каждом из этих четырех опытов на трех растениях были оплодотворены все цветы. Если вышеизложенное предположение было правильно, то на гибридах должны были развиваться зачатковые и пыльцевые клетки форм *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*, и тогда соединялись:

1) зачатковые клетки *AB*, *Ab*, *aB*, *ab* с пыльцевыми клетками *AB*,
2) » » *AB*, *Ab*, *aB*, *ab* » » *ab*,
3) » » *AB* с пыльцевыми клетками *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*,
4) » » *ab* » » *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*.

Тогда в каждом таком опыте должны были получаться только следующие формы:

1. *AB*, *ABb*, *AaB*, *AaBb*,
2. *AaBb*, *Aab*, *aBb*, *ab*,
3. *AB*, *ABb*, *AaB*, *AaBb*,
4. *AaBb*, *Aab*, *aBb*, *ab*.

Если даже отдельные формы зачатковых и пыльцевых клеток у гибрида образуются в среднем в одинаковом числе, то в каждом опыте приведенные четыре соединения должны появляться одинаковое число раз. Однако полного совпадения числовых отношений ожидать нельзя, так как при каждом оплодотворении, даже нормальном, некоторые клетки остаются неразвитыми или повреждаются позднее, и даже многие из хорошо развившихся семян не прорастают после посева. Другим ограничением сделанного предположения является то обстоятельство, что при образовании различных зачатковых и пыльцевых зерен имеет место лишь приближение к равенству чисел, но математической точности в пределах каждого отдельного гибрида здесь ожидать не приходится.

Первый и второй опыты были предприняты с целью испытать свойства гибридных зачатковых клеток, тогда как третий и четвертый опыты должны были решить тот же вопрос для пыльцевых клеток. Как видно из вышеприведенного сопоставления, первый и третий опыты, так же как второй и четвертый, должны дать совершенно

одинаковые результаты, и этот результат должен быть частично виден уже на втором году в форме и окраске искусственно оплодотворенных семян. В первом и третьем опытах доминирующие признаки формы и окраски A и B появляются в каждом соединении, и притом частью константно, частью в гибридном сочетании с рецессивными признаками a и b, — вследствие этого они должны накладывать свой отпечаток на все семена. Поэтому, если наше предположение правильно, все семена должны были бы быть круглыми и желтыми. Во втором и четвертом опыте, наоборот, одно соединение было гибридным по форме и окраске, поэтому семена должны быть круглыми и желтыми, другое — гибридно по форме и константно в рецессивном признаке окраски, поэтому семена круглые и зеленые; третье — константно в рецессивном признаке формы и гибридно в окраске, поэтому семена угловатые и желтые; четвертое — константно в обоих рецессивных признаках, поэтому семена угловатые и зеленые. Следовательно, в обоих указанных опытах можно было ожидать четыре рода семян, а именно — круглые желтые, круглые зеленые, угловатые желтые, угловатые зеленые.

Результаты сбора полностью соответствовали поставленным требованиям.

Было получено в:

1 опыте 98 исключительно круглых желтых семян,
3 » 94 » » » »,
2 » 31 круглое желтое, 26 круглых зеленых, 27 угловатых желтых, 26 угловатых зеленых семян,
4 опыте 24 круглых желтых, 25 круглых зеленых, 22 угловатых желтых, 27 угловатых зеленых семян.

При столь благоприятном результате нельзя было сомневаться, что ближайшее поколение принесет окончательное разрешение. Из высеянных семян в следующем году дошли до плодоношения в первом опыте 90, в третьем 87 растений; из них дали при о п ы т а х:

1. 3.
20.25 круглые желтые семена . . . . AB.
23.19 круглые, желтые и зеленые семена . . . . ABb.
25.22 круглые и угловатые желтые семена . . . . AaB.
22.21 круглые и угловатые, желтые и зеленые семена . . . . $AaBb$.
Во втором и четвертом опыте круглые и желтые семена дали растения с круглыми и угловатыми, желтыми и зелеными семенами . . . . . . $AaBb$.
От круглых зеленых семян были получены растения с круглыми и угловатыми зелеными семенами . . . . Aab.

Угловатые желтые семена дали растения с угловатыми и зелеными семенами *aBb*.
Из угловатых зеленых семян были выращены растения, которые дали опять только угловатые зеленые семена . . . . *ab*.

То, что и в этих двух опытах также не проросли некоторые семена, не могло изменить чисел, добытых в предшествовавшем году, ибо каждый сорт семян дал растения, сходные между собою в отношении семян и отличные от других. Так при этом получено:

Опыт 2	Опыт 4		
31	24	растений с семенами формы	*AaBb*
26	25	» » »	*Aab*
27	22	» » »	*aBb*
26	27	» » »	*ab*.

Таким образом, во всех опытах появились все требуемые при сделанном допущении формы и приблизительно в равном числе.

Для дальнейшего испытания были взяты признаки окраски цветка и длины оси, при этом выбор был сделан так, что в третьем опытном году каждый признак должен был проявиться у половины всех растений, если вышеупомянутое предположение правильно. *A, B, a, b* служат опять для обозначения различных признаков.

A цветы лилово-красные   *a* цветы белые
B оси длинные   *b* оси короткие.

Форма *Ab* была оплодотворена *ab*, причем получился гибрид *Aab*. Затем *aB* было оплодотворено также *ab*, отсюда гибрид *aBb*. Во втором году для дальнейшего оплодотворения гибрид *Aab* был взят как семенное растение, другой гибрид *aBb* — как пыльцевое растение.

Семенное растение *Aab*   пыльцевое растение *aBb*
Возможные зачатковые клетки *Ab*, *ab*   пыльцевые клетки *aB*, *ab*.

Из оплодотворения между возможными зачатковыми и пыльцевыми клетками должны получиться четыре соединения, именно:

$$AaBb + aBb + Aab + ab.$$

Отсюда видно, что по вышеизложенному предположению в третьем опытном году из всех растений половина должна была иметь

лилово-красные цветы (*Aa*) . . . . Члены 1·3
белые цветы (*a*) . . . . » 2·4
длинную ось (*Bb*) . . . . » 1·2
короткую ось (*b*) . . . . » 3·4

Из 45 оплодотворений второго года получилось 187 семян, из которых в третьем году достигли цветения 166 растений. Отдельные члены появились из них в следующем числе:

Член	Окраска цветка	Ось	
1	лилово-красная	длинная	47 раз
2	белая	длинная	40 »
3	лилово-красная	короткая	38 »
4	белая	короткая	41 »

Следовательно:

лилово-красная	окраска	цветов	(Aa)	появилась	у	85	растений
белая	»	»	(a)	»	»	81	»
длинная ось	»	»	(Bb)	»	»	87	»
короткая »	»	»	(b)	»	»	79	»

Итак, выставленное воззрение достаточно подтверждается и в этом опыте.

Для признаков формы бобов, окраски бобов и расположения цветов были также поставлены небольшие опыты, которые дали совершенно согласные результаты. Все соединения, которые были возможны при объединении различных признаков, появились в точности и приблизительно в равном числе.

Следовательно, экспериментальным путем подтвердилось предположение, что гибриды гороха образуют зачатковые и пыльцевые клетки, которые по своим свойствам и в равных количествах соответствуют всем константным формам, получающимся из комбинаций, соединенных при оплодотворении признаков[33].

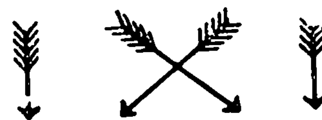
Различие форм среди потомков гибридов, а также и численные отношения, в которых эти последние наблюдаются, находят себе достаточное объяснение в только что изложенном положении. Простейшим случаем является ряд двух различающихся признаков. Этот ряд обозначается, как уже известно, выражением $A + 2Aa + a$, где A и a означают формы с константно различающимися признаками и Aa — гибридную форму обоих. Он содержит в трех различных членах четыре индивида. При образовании этих последних пыльцевые и зачатковые клетки формы A и a вступают в оплодотворение в равных долях в среднем, поэтому каждая форма образуется дважды из четырех индивидов.

Следовательно, в оплодотворении участвуют:

пыльцевые клетки $A + A + a + a$,
зачатковые клетки $A + A + a + a$.

Какой из двух видов пыльцы соединится с каждой отдельной зачатковой клеткой, вполне предоставлено случаю. По теории вероятности в среднем каждая форма пыльцы A и a соединяется одинаковое число раз с каждой формой зачатковой клетки A и a; поэтому одна из двух пыльцевых клеток A встречается при оплодотворении с зачатковой клеткой A, другая — с зачатковой клеткой a; таким же образом одна пыльцевая клетка a соединяется с зачатковой клеткой A, другая — с a.

Пыльцевые клетки A A a a



Зачатковые клетки A A a a

Результаты этих оплодотворений можно сделать показательными, обозначая связанные зачатковые и пыльцевые клетки в форме дроби, причем пыльцевые клетки помещаются над чертой, а зачатковые клетки — под ней. В данном случае получается:

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a}$$

У первого и четвертого члена зачатковые и пыльцевые клетки одинаковы, поэтому продукты их соединения константны, а именно A и a; у второго и третьего, наоборот, происходит вновь соединение обоих различающихся исходных признаков, поэтому выходящие из этого оплодотворения формы совершенно тождественны с гибридом, от которого они произошли. Следовательно, происходит повторная гибридизация. Этим объясняется то замечательное явление, что гибриды могут производить наряду с обеими основными формами также потомков подобных себе; $\frac{A}{a}$ и $\frac{a}{A}$ дают оба одинаковое соединение Aa, потому что для успеха оплодотворения, как было показано раньше, нет никакой разницы, какой из двух признаков принадлежит пыльцевой или зачатковой клетке. Поэтому

$$\frac{A}{A} + \frac{A}{a} + \frac{a}{A} + \frac{a}{a} = A + 2Aa + a.$$

Такой характер принимает в среднем ход распределения форм при самооплодотворении гибридов, если в них соединяются два различающихся признака. Но в отдельных цветках и у отдельных растений

могут происходить значительные отклонения в относительном количестве производимых ими отдельных форм ряда. Несмотря на то, что количества, в которых встречаются оба рода зачатковых клеток в завязи, являются равными только в среднем, вполне предоставляется случаю, каким из двух видов пыльцы произведено опыление каждой отдельной зачатковой клетки. Поэтому отдельные цифры неизбежно подвергаются колебаниям, и возможны даже крайние случаи, которые приводились раньше в опытах над формой семян и окраской белка. Истинные числовые отношения могут быть даны только средними величинами, полученными из суммы возможно большего числа отдельных случаев; чем больше их число, тем вернее устраняются случайности.

Ряды развития гибридов, в которых соединены двояко различающиеся признаки, содержат 9 различных форм среди [каждых] 16 индивидов, именно: $AB + Ab + aB + ab + 2ABb + 2aBb + 2AaB + 2Aab + 4AaBb$. Между различными признаками исходных растений A, a и B, b возможны 4 комбинации; поэтому и гибрид дает четыре соответствующие формы зачатковых и пыльцевых клеток AB, Ab, aB, ab, и каждая из них вступает в среднем 4 раза в оплодотворение, если в ряду содержится 16 индивидов. Поэтому в оплодотворении принимают участие:

пыльцевые клетки: $AB + AB + AB + AB + Ab + Ab + Ab + Ab + aB + aB + aB + aB + ab + ab + ab + ab$;

зачатковые клетки: $AB + AB + AB + AB + Ab + Ab + Ab + Ab + aB + aB + aB + aB + ab + ab + ab + ab$.

В среднем при оплодотворении каждая форма пыльцы соединяется одинаково часто с каждой формой зачатковой клетки, поэтому каждая из 4 пыльцевых клеток AB соединяется по одному разу с каждым из видов зачатковых клеток AB, Ab, aB, ab. Совершенно так же происходит соединение остальных пыльцевых клеток форм Ab, AB, ab со всеми другими зачатковыми клетками. Отсюда получается:

$$\frac{AB}{AB} + \frac{AB}{Ab} + \frac{AB}{aB} + \frac{AB}{ab} + \frac{Ab}{AB} + \frac{Ab}{Ab} + \frac{Ab}{aB} + \frac{Ab}{ab}$$
$$\frac{aB}{AB} + \frac{aB}{Ab} + \frac{aB}{aB} + \frac{aB}{ab} + \frac{ab}{AB} + \frac{ab}{Ab} + \frac{ab}{aB} + \frac{ab}{ab}$$

или

$AB + ABb + AaB + AaBb + ABb + Ab + AaBb + Aab + AaB + AaBb + aB + aBb + AaBb + Aab + aBb + ab = AB + Ab + aB + ab + 2\ ABb + 2aBb + 2\ AaB + 2\ Aab + 4\ AaBb$[34].

Совершенно таким же образом объясняется ряд развития гибридов, когда в них соединены трояко различающиеся признаки. Гибрид образует 8 различных форм зачатковых и пыльцевых клеток: *ABC, ABc, AbC, Abc, aBC, aBc, abC, abc*, и каждая пыльцевая форма соединяется опять в среднем один раз с каждой формой зачатковой клетки.

Закон комбинации различающихся признаков, по которому происходит развитие гибридов, находит, следовательно, себе основание и объяснение в доказанном положении, что гибриды образуют в одинаковых количествах зачатковые и пыльцевые клетки, соответствующие всем константным формам, получаемым из комбинирования признаков, соединенных путем оплодотворения.

ОПЫТЫ НАД ГИБРИДАМИ ДРУГИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Задачей дальнейших опытов было определить, приложим ли и к гибридам других растений закон развития, найденный для гороха. С этой целью в последнее время были поставлены многочисленные опыты [35]. Закончены два небольших опыта с видами Phaseolus, которые и могут быть упомянуты здесь.

Опыт с *Phaseolus vulgaris* и *Phaseolus nanus* дал вполне согласный результат. *Ph. nanus* имеет наряду с карликовыми осями зеленые просто выпуклые бобы; *Ph. vulgaris*, наоборот,— оси длиною 10—12′ и желтые бобы с перехватами ко времени созревания. Числовые отношения, в которых появлялись различные формы в отдельных поколениях, были такими же, как и у Pisum. Так же и развитие константных соединений следовало закону простого комбинирования признаков, точно так, как это происходит у Pisum. Было получено:

константное соединение	ось	окраска незрелого боба	форма зрелого боба
1	длинная	зеленая	выпуклая
2	»	»	с перехватами
3	»	желтая	выпуклая
4	»	»	с перехватами
5	короткая	зеленая	выпуклая
6	»	»	с перехватами
7	»	желтая	выпуклая
8	»	»	с перехватами

Зеленая окраска боба, выпуклая форма боба и длинная ось были, как и у Pisum, доминирующими признаками.

Другой опыт с двумя очень различающимися видами Phaseolus имел только частичный успех. Семенным растением служил *Phaseolus nanus,* вполне константный вид с белыми цветами в коротких кистях и маленькими белыми семенами в прямых, выпуклых и гладких бобах; пыльцевым растением был *Ph. multiflorus* с высоко вьющимся стеблем, пурпурно-красными цветами в очень длинных кистях, с опушенными серповидно искривленными бобами и большими семенами с черными пятнами на персиковом кроваво-красном фоне.

Гибрид очень походил на пыльцевое растение, только цветы были менее интенсивно окрашены. Плодовитость их была очень ограниченна: от 17 растений, которые дали вместе многие сотни цветов, было собрано в общем только 49 семян. Они были средней величины и имели рисунок, одинаковый с *Ph. multiflorus*; основная окраска также не отличалась ничем существенным. В следующем году от них было получено 44 растения, из которых только 31 достигло цветения. Признаки от *Ph. nanus*, которые в гибриде были целиком латентны, снова обнаружились в различных комбинациях; отношение их к доминирующим вследствие незначительного числа опытных растений было колеблющимся; для некоторых признаков, как для оси и для формы боба, отношение было, как у Pisum, почти точно 1 : 3.

Как ни мал успех этого опыта для установления числовых отношений, в которых появляются различные формы, но, с другой стороны, этот опыт представляет собою случай замечательного изменения окраски цветов и семян у гибридов. У Pisum, как известно, признаки окраски цветов и семян появляются неизменными в первом и последующих поколениях и потомки гибридов несут исключительно тот или другой из двух исходных признаков. Иначе обстоит дело в настоящем опыте. Белая окраска цветов и семян *Ph. nanus* действительно появилась уже в первом поколении, но лишь на одном плодовитом экземпляре, у остальных же 30 растений окраска цветов представляла различные переходы от пурпурно-красного до бледно-фиолетового. Окраска семенной кожуры была не менее разнообразна, чем у цветов. Ни одно растение нельзя было считать вполне плодовитым; некоторые растения совсем не завязывают плодов, у других плоды развиваются только из последних цветов и не достигают созревания; только с 15 растений были собраны хорошо развившиеся семена. Наибольшую склонность к бесплодию обнаруживали формы с преобладающими красными цветами, из них 16 растений дали только 4 зрелых семени. У трех из

них был одинаковый с *Ph. multiflorus* рисунок семян, однако с более или менее бледным основным фоном, четвертое растение дало только одно семя с однообразно коричневой окраской, формы с преобладающей лиловой окраской цветов имели темно-коричневые, черно-коричневые и совсем черные семена.

Опыт был проведен еще через два поколения при таких же неблагоприятных обстоятельствах, так как даже потомки плодовитых растений были частью менее плодовиты, частью совсем бесплодны. Других окрасок семян и цветов, кроме вышеописанных, больше не появлялось. Формы, которые в первом поколении получали один или несколько рецессивных признаков, оставались по отношению к этим признакам все без исключения константными. Некоторые из тех растений, которые имели лиловые цветы и коричневые или черные семена, в следующих поколениях тоже не изменили больше окраски цветов и семян, однако большинство из них дало наряду с совершенно одинаковыми потомками такие, которые получили белые цветы и так же окрашенную кожуру семян. Растения с красными цветами оставались столь мало плодовитыми, что об их дальнейшем развитии нельзя сказать ничего определенного.

Несмотря на многочисленные помехи, с которыми приходилось бороться при наблюдении, все же из этого опыта ясно, что развитие гибридов по отношению к тем признакам, которые касаются формы растения, следует тем же законам, как и у Pisum. Относительно признаков окраски затруднительно обнаружить достаточную согласованность. Кроме того, что из соединения белой и пурпурно-красной окраски получается целый ряд оттенков, от пурпурного до бледно-лилового и белого, бросается в глаза еще то обстоятельство, что между 31 цветущими растениями только одно получило рецессивный признак белой окраски, тогда как у Pisum он появляется в среднем у каждого четвертого растения.

Но также и эти загадочные явления можно было бы правдоподобно объяснить законами, установленными на Pisum, если предположить, что окраска цветов и семян *Ph. multiflorus* состоит из двух или нескольких совершенно самостоятельных окрасок, которые отдельно ведут себя совершенно так же, как любой другой константный признак у растения. Если окраска цветов A слагается из самостоятельных признаков $A_1 + A_2 + \ldots$, которые вызывают общее впечатление пурпурно-красной окраски, то при оплодотворении формы с различающимся признаком белой окраски a должны образовываться гибридные соединения $A_1a + A_2a + \ldots$; то же самое происходит с соответствующей окраской

семенной кожуры. При вышеупомянутом предположении каждое из этих гибридных соединений окраски самостоятельно и развивается поэтому совершенно независимо от остальных. Отсюда легко видеть, что из комбинации отдельных рядов развития может получиться полный ряд окрасок. Если, например, $A = A_1 + A_2$, то гибриды A_1a и A_2a соответствуют рядам

$$A_1 + 2\ A_1a + a$$

$$A_2 + 2\ A_2a + a.$$

Члены этих рядов могут войти в 9 различных соединений, и каждое из них представляет обозначение для особой окраски:

$1\ A_1A_2$	$2\ A_1aA_2$	$1\ A_2a$
$2\ A_1A_2a$	$4\ A_1aA_2a$	$2\ A_2aa$
$1\ A_1a$	$2\ A_1aa$	$1\ aa$[36].

Числа отдельных соединений показывают, сколько растений с соответственной окраской принадлежит данному ряду. Так как сумма этого последнего равняется 16, то все окраски в среднем распределяются между каждыми 16 растениями, однако, как показывает сам ряд, в неодинаковых отношениях.

Если развитие окраски происходит действительно таким образом, то может найти себе объяснение и тот вышеприведенный случай, когда белая окраска цветов и бобов встретилась среди 31 растения первого поколения только один раз. Эта окраска содержится в ряду только однажды, и поэтому может развиться в среднем по одному разу на каждые 16, а при трех признаках окраски даже на каждые 64 растения[37].

Однако не следует забывать, что приведенное здесь объяснение основывается на одном лишь предположении, которое ничего больше, кроме очень неполного результата вышеизложенного опыта, не имеет за собой. Но если бы проследить развитие окраски гибридов в таких опытах дальше, то это была бы многообещающая работа, так как, вероятно, мы могли бы научиться понимать таким путем необычайное разнообразие о к р а с к и н а ш и х д е к о р а т и в н ы х ц в е т о в.

До сих пор едва ли достоверно известно больше того, что окраска цветов у большинства декоративных растений является крайне изменчивым признаком. Часто высказывалось мнение, что устойчивость видов оказывается сильно поколебленной или совсем разрушается культивированием, и существует сильная склонность представлять развитие культурных форм неправильным и случайным; при этом обычно указывается

на окраску декоративных растений как на пример непостоянства. Однако нельзя постигнуть, почему одно перемещение на садовую почву должно производить столь глубокую и продолжительную революцию в растительном организме. Никто не станет серьезно утверждать, что развитие на воле управляется другими законами, чем на садовой грядке. Как здесь, так и там должны появиться характерные изменения, если для данного вида изменяются жизненные условия и этот вид обладает способностью приспособляться к новым обстоятельствам. Вполне допустимо, что культура благоприятствует возникновению новых разновидностей, и человек сохраняет многие изменения, которые не удержались бы на свободе; все же это не дает нам основания предполагать, что склонность к образованию разновидностей столь необычайно повышается, что виды теряют всякую самостоятельность, а их потомки расходятся в бесконечные ряды высокоизменчивых форм. Если бы изменение в условиях произрастания было единственной причиной изменчивости, то следовало бы ожидать, что те культурные растения, которые в течение столетий возделываются при почти одинаковых условиях, должны были вновь приобрести известную устойчивость. Как известно, этого не наблюдается, так как именно между ними мы находим не только самые разнообразные, но также и самые изменчивые формы. Только бобовые, как Pisum, Phaseolus, Lens, половые органы которых закрыты лодочкой, представляют замечательное исключение. Хотя и у них в течение больше чем 1000-летней культуры при разнообразных условиях возникли многочисленные разновидности, но в одинаковых условиях существования они удерживают такую же самостоятельность, какая свойственна дикорастущим видам [38].

Более чем вероятно, что в изменчивости культурных растений действует фактор, которому до сих пор уделяли мало внимания. Различные наблюдения и опыты (Erfahrungen) заставляют полагать, что наши культурные растения за немногими исключениями являются *членами различных гибридных рядов*, дальнейшее закономерное развитие которых нарушается и задерживается частыми взаимными скрещиваниями. Не следует упускать из виду, что культурные растения большей частью выращиваются в больших количествах совместно, и этим предоставляется благоприятная возможность для взаимного оплодотворения между разновидностями и даже видами. Вероятность этого взгляда поддерживается тем фактом, что среди множества изменчивых форм всегда находятся некоторые остающиеся в том или ином признаке константными, если только тщательно охранять их от всякого чужого влияния. Эти формы размножаются точно также, как определенные

члены сложных гибридных рядов. Даже по отношению к самому чувствительному из всех признаков, к окраске, при внимательном наблюдении не ускользает, что у отдельных форм наклонность к изменчивости проявляется в очень различной степени. Между растениями, которые происходят в результате одного и того же произвольного оплодотворения, часто встречаются такие, потомки которых далеко отстоят друг от друга в особенностях и распределении окраски, тогда как другие дают мало уклоняющиеся формы, и среди множества растений попадаются такие, которые передают потомкам свою окраску цветов неизменной. Культивируемые виды Dianthus дают тому поучительное доказательство. Цветущий белыми цветами экземпляр *Dianthus Caryophillus*, который сам произошел от разновидности с белыми цветами, был перенесен во время цветения в теплицу; полученные от него многочисленные семена дали растения с совершенно одинаковой белой окраской цветов. Сходный результат был получен от красного, немного отливающего лиловым и от белого с красными полосами подвида. Наоборот, многие другие подвиды, таким же образом защищенные, дали более или менее различно окрашенных и разрисованных потомков [39].

Кто обозревает окраски, которые появляются у декоративных растений из одного и того же оплодотворения, с трудом может отказаться от убеждения, что и здесь развитие подчиняется также определенному закону, выражающемуся, по-видимому, в комбинировании многих самостоятельных признаков окраски.

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Небезынтересно сравнить наблюдения, сделанные у Pisum, с результатами, к которым пришли в своих исследованиях два авторитета в этой области — Кёльрейтер и Гэртнер. По их согласному представлению, гибриды по своим внешним проявлениям или держатся средней формы между обоими исходными видами, или же они подходят ближе к типу того или другого из них, иногда едва отличаясь от него. Из этих семян, если происходит опыление собственной пыльцой, обыкновенно выходят различные формы, отклоняющиеся от нормального типа. Как правило, большинство индивидов из такого оплодотворения удерживает форму гибрида, тогда как немногие другие растения больше похожи на семенное растение и один-два индивида близко подходят к пыльцевому растению. Однако это не относится ко всем гибридам без исключения. В некоторых случаях потомки стоят ближе то к одному, то к другому

исходному растению или все они склоняются больше в одну какую-нибудь сторону, но у некоторых [растений] они остаются совершенно подобными гибридам и размножаются дальше, не изменяясь. Гибриды разновидностей ведут себя, как гибриды видов, только обладают еще большей изменчивостью формы и еще большей склонностью возвращаться к исходным формам.

В отношении формы гибридов и их обычного развития нельзя не признать известного сходства с наблюдениями, сделанными над Pisum. Иначе обстоит дело с упомянутыми исключительными случаями. Гэртнер признается сам, что точное определение, на какой из двух исходных видов больше похожа данная форма, встречает большие затруднения, так как здесь надо отнести многое на счет субъективного впечатления наблюдателя. Затем здесь следует принять во внимание еще одно обстоятельство, а именно, что, несмотря на тщательное наблюдение и различение, результаты были неустойчивые и неопределенные. Для опытов служили большей частью растения, которые считались хорошими видами и отличались во многих признаках. Наряду с резко выступающими признаками, там, где приходилось считаться с бо́льшим или меньшим общим сходством, нужно было обращать внимание и на такие признаки, которые трудно определить словами, но которых тем не менее достаточно, чтобы придать формам другой вид, как это известно каждому знатоку растений. Если признать, что развитие гибридов следует закону, установленному для Pisum, то ряд в каждом отдельном опыте должен охватить очень много форм, так как число членов, как известно, увеличивается в третьей степени по отношению к числу различающихся признаков. При относительно незначительном числе опытных растений результат должен быть только приблизительно правильным и в отдельных случаях может значительно отклоняться. Если, например, два исходных вида различаются в семи признаках и из семян их гибридов выращено от 100 до 200 растений для установления степени родства потомства, то нам ясно, как шатко будет суждение на основании такого материала, так как для семи различающихся признаков ряд в 16 384 индивида содержит 2187 различных форм. В зависимости от того, какая форма попадет случайно в руки наблюдателя в большем количестве, может быть придано большее значение то одному, то другому сродству.

Далее, если среди различающихся признаков встречаются доминирующие, которые переходят к гибриду совершенно или почти совершенно неизмененными, то среди членов ряда будет выступать на первый план тот из обоих исходных видов, который обладает бо́льшим

числом доминирующих признаков. В опыте с Pisum, приведенном раньше для трояко различающихся признаков, доминирующие признаки принадлежали все семенному растению, и хотя по своему внутреннему составу члены ряда склонялись равномерно к обоим исходным растениям, все же тип семенного растения получил в этом опыте такой значительный перевес, что между каждыми 64 растениями первого поколения 54 были совершенно одинаковы с ним или отличались от него только одним признаком. Отсюда видно, как рискованно при некоторых обстоятельствах по внешнему сходству гибридов делать заключения об их внутреннем сродстве.

Гэртнер упоминает, что в тех случаях, когда развитие идет закономерно, среди потомков гибридов получаются не сами исходные виды, но только единичные особи, близко стоящие к ним. При очень обширном ряде развития ничего другого нельзя было и ожидать. Например, для семи различающихся признаков среди 16 000 потомков гибридов обе исходные формы встречаются только по одному разу. Поэтому получить их уже при небольшом числе опытных растений мало возможно, однако с некоторой вероятностью можно рассчитывать на появление таких отдельных форм, которые стоят в ряду близко к исходным видам.

Существенное отличие мы встречаем у тех гибридов, которые остаются константными в потомстве и размножаются как чистые виды. По Гэртнеру, сюда принадлежат превосходно плодовитые гибриды: *Aquilegia atropurpurea-canadensis, Lavatera pseudolbia-thuringiaca, Geum urbano-rivale* и некоторые гибриды Dianthus; по Вихура — гибриды видов ив. Для истории развития растений это обстоятельство имеет особенное значение, так как константные гибриды получают значение новых видов. За правильность этого обстоятельства ручается имя превосходного наблюдателя, и оно не может подвергаться сомнению. Гэртнер имел возможность проследить *Dianthus Armeria-deltoides* до 10 поколения, так как это растение нормально размножалось в саду само по себе [40].

У Pisum опытами было доказано, что гибриды образуют разнородные зачатковые и пыльцевые клетки и что в этом лежит причина изменяемости потомков. И для других гибридов, потомки которых ведут себя так же, мы должны предположить такую же причину; для тех же, которые остаются константными, по-видимому, допустимо предположение, что их половые клетки однородны и сходны с основной клеткой гибрида. Согласно воззрению знаменитых физиологов, у явнобрачных каждая зачатковая и пыльцевая клетки соединяются при размножении

в одну единую клетку *, которая развивается в самостоятельный организм путем восприятия веществ и образования новых клеток. Это развитие следует постоянному закону, который основывается на материальном составе и расположении элементов, достигших в клетке жизнеспособного соединения. Если воспроизводительные клетки однородны и подобны основной клетке материнского растения, тогда развитие нового индивида управляется тем же законом, которому подчиняется материнское растение. Если же удается соединить зачатковую клетку с *неоднородной* пыльцевой клеткой, то мы должны признать, что между теми элементами обеих клеток, которые обусловливают взаимные различия, осуществляется некое уравновешивание (Ausgleichung). Образующаяся из них некоторая согласованная клетка (Vermittlungszelle) является основой для гибридного организма, развитие которого обязательно следует другому закону, чем у каждого из обоих исходных видов. Если признать уравновешивание полным в том смысле, что гибридный зародыш образуется из одинаковых клеток, в которых различия *совершенно и прочно согласованы*, то надо признать дальнейшее следствие, что гибрид должен оставаться в своих потомках константным, как всякий другой самостоятельный вид растения. Воспроизводительные клетки, которые образуются в завязях и пыльниках такового, однородны и вполне сходны с основной согласованной клеткой.

Относительно тех гибридов, потомки которых *изменчивы*, можно, по-видимому, признать, что между различающимися элементами зачатковой и пыльцевой клетки происходит согласование лишь в той мере, в какой это необходимо для образования клетки как основания для гибрида, но уравновешивание противоборствующих (widerstrebenden) элементов здесь только преходящее и не распространяется за пределы жизни гибридного растения. Так как во время всего периода вегетации во внешнем виде его нет никаких видимых изменений, то мы должны за-

* У Pisum вне всякого сомнения установлено, что при образовании нового зародыша должно произойти полное соединение элементов обеих половых клеток. Как же можно было бы иначе объяснить, что среди потомков гибридов снова встречаются обе исходные формы в одинаковом числе и притом со всеми их особенностями? Если бы влияние зародышевого мешка на пыльцевую клетку было только внешним, если бы ему принадлежала только роль кормилицы, тогда результатом каждого искусственного оплодотворения было бы то, что развившийся гибрид был бы похож исключительно на пыльцевое растение или стоял бы близко к нему. Но это никоим образом не подтверждается опытами, произведенными до сих пор. Основательным доказательством в пользу полного соединения содержимого обеих клеток является подтвержденное со всех сторон наблюдение, что для гибридного облика безразлично, какая из исходных форм была семенным и какая пыльцевым растением.

ключить, что различающимся между собою элементам удается выйти из вынужденного соединения только при развитии половых клеток. При образовании этих клеток все наличные элементы распределяются в совершенно свободных и равномерных группировках, и лишь различающиеся элементы при этом взаимно исключают друг друга. Таким путем возможно возникновение стольких зачатковых и пыльцевых клеток, сколько различных комбинаций допускают способные образоваться элементы [41].

Сделанная здесь попытка свести существенное различие в развитии гибридов на постоянное или преходящее соединение различающихся клеточных элементов имеет, само собой разумеется, значение только гипотезы, в которой еще многое остается открытым из-за недостатка достоверных данных. Некоторое оправдание высказанному предположению заключается в доказательствах, приведенных для Pisum, что поведение каждых двух различающихся признаков в гибридном соединении независимо от остальных различий между двумя исходными растениями, и затем, что гибриды производят столько зачатковых и пыльцевых клеток, сколько возможно константных комбинационных форм. Отличающиеся признаки двух растений могут зависеть в конце концов лишь от различий в свойствах и группировке элементов, которые находятся в жизненном взаимодействии в основных клетках этих растений [42].

Правильность положений, установленных для Pisum, сама еще нуждается однако в подтверждении, и поэтому желательно повторение по крайней мере наиболее важных опытов, например относительно свойства гибридных половых клеток. От одного наблюдателя легко может ускользнуть какое-нибудь расхождение, которое покажется сначала незначительным, а потом может так возрасти, что им нельзя будет пренебрегать при установлении общего результата. Точно так же только опыт может решить, вполне ли сходно ведут себя изменчивые гибриды других видов растений; однако следует преполагать, что в основных моментах не может быть принципиального различия, так как единство плана развития органической жизни стоит вне сомнения.

В заключение следует снова напомнить опыты, произведенные Кёльрейтером, Гэртнером и др. над превращением одного вида в другой путем искусственного оплодотворения. Этим опытам приписывалось особенное значение, и Гэртнер относит их к «труднейшим при получении бастардов» [43].

Если вид A должен быть превращен в другой вид B, то оба соединяются путем оплодотворения, и полученные гибриды еще раз оплодотво-

ряются пыльцой *B*; затем из разнообразных потомков выбирается та форма, которая стоит ближе к *B*, и вновь оплодотворяется этой последней и так далее, пока не получится форма, одинаковая с *B*, которая и остается в своем потомстве константной. Таким образом, вид *A* превращается в другой вид *B*. Гэртнер один произвел 30 таких опытов с растениями из родов: Aquilegia, Dianthus, Geum, Lavatera, Lychnis, Malva, Nicotiana и Oenothera. Породолжительность превращения неодинакова для разных видов: тогда как для некоторых достаточно трехкратного оплодотворения, у других оно должно быть повторено от 5 до 6 раз, но и у одних и тех же видов наблюдались колебания в различных опытах. Гэртнер приписывает это различие тому обстоятельству, что «типовая сила, с которой определенный вид воспроизведения влияет на изменение и превращение материнского типа, крайне различна у различных растений, и следовательно, должны быть очень различны как периоды, в которые один вид превращается в другой, так и число поколений, нужных для этого, и превращение у одних видов происходит через многие, у других через небольшое число поколений». Дальше тот же наблюдатель замечает, «что и у продуктов превращения все зависит от того, какой тип и какой индивидуум будет выбран для дальнейшего превращения».

Если позволено предполагать, что в подобных опытах развитие форм происходит таким же образом, как у Pisum, тогда для всего процесса превращения можно найти довольно простое объяснение. Гибрид образует столько зачатковых клеток, сколько константных комбинаций допускают соединяющиеся в нем признаки, и одна из них всегда тождественна с оплодотворяющими пыльцевыми клетками. Поэтому во всех таких опытах всегда возможно, что уже из второго оплодотворения получается константная форма, которая подобна пыльцевому растению. Но будет ли получена в действительности эта последняя, зависит в каждом отдельном случае от числа опытных растений, а также от числа различающихся признаков, которые соединяются путем оплодотворения. Предположим, например, что растения, предназначенные для опыта, были различны в трех признаках и вид ABC должен превратиться в другой *abc* повторным оплодотворением пыльцой этого последнего типа. Гибрид, полученный из первого оплодотворения, образует 8 различных видов зачатковых клеток, а именно:

ABC, *ABc*, *AbC*, *aBC*, *Abc*, *aBc*, *abC*, *abc*.

Они соединяются во втором опытном году еще раз с пыльцевыми клетками *abc*, и получается ряд:

$$AaBbCc + AaBbc + AabCc + aBbCc + Aabc + aBbc + abCc + abc.$$

Так как форма *abc* в 8-членном ряду встречается один раз, то мало вероятно, что она могла бы отсутствовать даже в том случае, если растения выращивались в незначительном числе; превращение заканчивалось бы при этом уже после двукратного оплодотворения. Если бы превращение случайно не получалось, то надо было бы повторить скрещивание с одним из родственных соединений *Aabc, aBbc, abCc*. Ясно, что такой опыт должен длиться тем дольше, чем меньше число опытных растений и чем больше число различающихся признаков в обоих исходных видах; таким образом, у этих видов легко может произойти запаздывание на одно и даже два поколения, как это наблюдал Гэртнер. Превращение далеко отстоящих видов может закончиться все же лишь на 5-м или 6-м году опытов, так как число различных зачатковых клеток, которые образуются у гибрида, увеличивается с каждым лишним отличительным признаком пропорционально второй степени.

Гэртнер путем повторных опытов нашел, что продолжительность взаимного превращения для некоторых видов различна, так что часто вид *A* превращается в другой *B* на одно поколение раньше, чем вид *B* в вид *A*. Отсюда он выводит заключение, что воззрение Кёльрейтера, по которому «оба естества у гибридов удерживают полнейшее равновесие», не совсем основательно. Однако возможно, что Кёльрейтер не заслуживает этого упрека; что скорее Гэртнер проглядел один важный момент, на который он сам обращает внимание в другом месте, а именно, что «это зависит от того, какой индивидуум был выбран для дальнейшего превращения». Опыты, которые были поставлены в этом направлении с двумя видами Pisum, доказывают, что при выборе индивидов, более пригодных для целей дальнейшего оплодотворения, может быть большое различие от того, какой именно из двух видов превращается в другой. Оба опытных растения отличались пятью признаками, причем вид *A* имел все доминирующие, вид *B* — все рецессивные признаки. Для взаимного превращения *A* оплодотворялось пыльцой *B* и, обратно, *B* — пыльцой *A*, затем то же повторялось для обоих гибридов в следующем году. При первом опыте $\frac{B}{A}$ в третьем году имелось налицо 87 растений, в 32 возможных формах для выбора индивидов к дальнейшему оплодотворению; при втором опыте $\frac{A}{B}$ было получено 73 растения, которые по своему внешнему виду были вполне сходны с пыльцевым растением, однако их внутренние свойства были так же разнообразны, как формы в первом опыте. Рассчитанный выбор мог быть сде-

лан только в первом опыте, во втором же те или иные растения могли быть выделены чисто случайно. Из последних только часть цветов была оплодотворена пыльцой A, другие предоставлены самооплодотворению. Из каждых 5 растений, выделенных в обоих опытах для оплодотворения, оказались сходными с пыльцевым растением, как показал сбор ближайшего года:

опыт 1	опыт 2	
2 растения	—	во всех признаках
3 »	—	в 4 »
—	2 растения	» 3 »
—	2 »	» 2 »
	1 растение	» 1 признаке.

Для первого опыта, таким образом, превращение было закончено, для второго, который дальше не продолжался, необходимо было бы сделать вторичное оплодотворение.

Если и не часто бывает такой случай, когда все доминирующие признаки принадлежат исключительно тому или другому основному растению, то все-таки всегда остается различие в том, которое из двух растений имеет их большее число. Если большинство доминирующих признаков принадлежит пыльцевому растению, тогда выбор форм для дальнейшего оплодотворения менее надежен, чем в обратном случае; а это ведет к замедлению во времени превращения, так как опыт можно будет считать законченным только тогда, когда получится форма, не только похожая на пыльцевое растение, но также остающаяся константной в потомстве, как и это последнее.

Успех опытов с превращениями заставил Гэртнера высказаться против мнения тех естествоиспытателей, которые оспаривают постоянство видов растений и признают постоянное новообразование растительных видов. Он видит в окончательном превращении одного вида в другой недвусмысленное доказательство, что виду положены твердые границы, через которые он не может перейти. Если за этим взглядом нельзя признать безусловного значения, то, с другой стороны, в опытах, поставленных Гэртнером, находится достойное внимания подтверждение высказанного выше предположения об изменяемости культурных растений [44].

Среди опытных видов были культурные растения, как *Aquilegia atropurpurea* и *canadensis*, *Dianthus Caryophyllus*, *chinensis* и *japonicus*, *Nicotiana rustica* и *paniculata*, и они также не потеряли ничего в своей самостоятельности после 4- и 5-кратного гибридного оплодотворения.

О НЕКОТОРЫХ БАСТАРДАХ HIERACIUM, ПОЛУЧЕННЫХ ИСКУССТВЕННЫМ ОПЛОДОТВОРЕНИЕМ

1869

О НЕКОТОРЫХ БАСТАРДАХ HIERACIUM, ПОЛУЧЕННЫХ ИСКУССТВЕННЫМ ОПЛОДОТВОРЕНИЕМ

(Сообщено в заседании от 9 июня 1869 г.) [1]

Несмотря на то, что я произвел многочисленные опыты с оплодотворением между различными видами из рода Hieracium, до сих пор мне удалось получить только следующие 6 бастардов и то только в небольшом количестве — от одного до трех экземпляров:

H. Auricula + *H. aurantiacum* *
H. Auricula + *H. Pilosella*
H. Auricula + *H. pratense*
H. echioides ** + *H. aurantiacum*
H. praealtum + *H. flagellare*
H. praealtum + *H. aurantiacum*

Трудность получения бастардов в большем числе лежит в том обстоятельстве, что вследствие мелкости цветов и их своеобразного строения лишь редко удается удалить пыльники у оплодотворяемого цветка, не попав его собственной пыльцой на рыльце или не повредив столбика. Как известно, пыльники срастаются в трубочку, которая тесно окружает столбик. Как только цветок открывается, рыльце выходит из трубочки уже покрытое пыльцой. Чтобы избежать самооплодотворения, нужно

* Подобным обозначением указывается, что бастард получен из оплодотворения *H. Auricula* пыльцой *H. aurantiacum.*

** Это опытное растение не есть в точности типичное *H. echioides*. Оно принадлежит, вероятно, переходному к *H. praealtum* ряду, однако стоит ближе к *H. echioides,* почему оно и поставлено в ряд форм этого последнего.

Г. Мендель

удалить пыльниковую трубочку еще до распускания и для этой цели прорвать бутон тонкой иголкой. Если эту операцию произвести в то время, когда пыльца уже достигает оплодотворяющей способности, что происходит за 2—3 дня до распускания, то редко удается помешать самооплодотворению, так как при всей внимательности трудно избежать, чтобы при прорывании трубочки отдельные зерна пыльцы не высыпались и не попали на рыльце. Не лучший результат давало до сих пор и удаление пыльников на ранней стадии развития. Перед наступлением созревания пыльцы столбик и рыльце очень нежны и крайне чувствительны к давлению и повреждениям, и даже если они не повреждены, они завядают и засыхают обыкновенно через короткое время, как только с них был удален их предохраняющий покров. Я надеюсь устранить последнее затруднение, помещая растение после операции во влажную атмосферу теплицы на 2—3 дня. Опыт, который был поставлен недавно таким образом с *H. Auricula*, дал хороший результат.

Чтобы дать понятие о цели, с которой были предприняты опыты оплодотворения, я позволю себе предпослать некоторые замечания о роде Hieracium. Этот род обладает таким необыкновенным богатством самостоятельных форм, как никакой другой род растений. Некоторые из них отличаются специальными особенностями и рассматриваются как главные формы или виды, а остальные представляют собой промежуточные или переходные формы, которые связывают между собой главные. Трудность расчленения и разграничения этих форм всегда привлекала внимание специалистов ученых. Ни о каком другом роде не было написано так много и не велось таких многочисленных и жарких споров, не приведших до сих пор ни к какому заключению. Можно заранее предвидеть, что до тех пор не будет достигнуто полного понимания, пока не будет выяснено значение промежуточных и переходных форм.

Относительно вопроса, принимает ли бастардирование в каком-либо объеме участие в богатстве форм названного рода, мы встречаем среди лучших знатоков растений крайне различные и даже совершенно противоречивые взгляды. В то время как одни приписывают им глубокое влияние, другие, например Фриз [2], вообще [ничего] не хотят знать о бастардах у Hieracium. Наконец, третьи занимают промежуточное положение и признают, что бастарды нередко образуются среди дикорастущих видов, но утверждают, что им нельзя приписывать важное значение, так как они обречены на кратковременное существование. Причиной этому является отчасти незначительная плодовитость или полное бесплодие таковых, а частью доказанное опытом положение, что у бастардов в том случае, если пыльца основного вида попадает на рыльце

бастарда, самооплодотворение совершенно исключено. Поэтому немыслимо, чтобы бастарды Hieracium могли образоваться и удержаться вблизи своих родителей в виде совершенно плодовитых и константных форм.

Вопрос о происхождении многочисленных константных промежуточных форм приобрел немалый интерес в новейшее время, с тех пор как один выдающийся знаток Hieracium высказал взгляд в духе учения Дарвина, что эти формы произошли путем превращения (Transmutation) вымерших или еще существующих видов [3].

Если хотят попытаться выяснить возможное влияние бастардирования на многообразие промежуточных форм у Hieracium, то по самому существу предмета, о котором здесь идет речь, необходимо точное знание бастардов в отношении их формы и плодовитости, а также поведения их потомков в течение многих поколений. Поведение бастардов Hieracium в указанном объеме должно быть обязательно установлено опытами, так как мы не обладаем законченной теорией образования бастардов; если же правила, выведенные из наблюдений над некоторыми другими бастардами, принять уже за законы образования бастардов и без дальнейшей критики распространить их на Hieracium, то можно прийти к ошибочным представлениям. Если удастся путем эксперимента добиться достаточного понимания образования бастардов у Hieracium, то с помощью сведений, собранных об условиях произрастания различных дикорастущих форм, станет возможным компетентное суждение в этом вопросе.

Этим самым одновременно высказана цель, которая побуждает к опытам, о которых идет речь. Теперь я позволю себе, имея в виду эту цель, кратко резюмировать немногие полученные до сих пор данные.

1. Относительно общего вида бастардов мы должны отметить замечательное явление, что полученные до сих пор из одинакового оплодотворения формы не тождественны. Бастарды *H. praealtum* + *H. aurantiacum* и *H. Auricula* + *H. aurantiacum* появились каждый в числе двух, *H. Auricula* + *H. pratense* в числе трех экземпляров, тогда как от остальных было получено по одному от каждого. Если мы сравним отдельные признаки этих бастардов с соответствующими признаками обоих исходных родителей, то мы найдем, что таковые частью представляют промежуточные образования, но частью настолько близко стоят к одному из двух исходных признаков, что другой отступает далеко или даже совсем ускользает от наблюдения. Так, например, мы встречаем у одной из двух форм *H. Auricula* + *H. aurantiacum* чисто желтые дисковидные цветы, и только язычки краевых цветочков на наружной стороне едва заметно подернуты красным; у другой, наоборот, окраска цветов близка к

H. aurantiacum, и только к середине диска оранжево-красная окраска переходит в насыщенную золотисто-желтую. Это различие достойно внимания, так как окраска цветов у *Hieracium* имеет значение константного признака. Другие подобные случаи встречаются на листьях, в цветорасположении и т. д.

Если сравнить бастарды с исходными родительскими формами по совокупности их признаков, то обе формы *H. praealtum* + *H. aurantiacum* представляют формы, близкие к промежуточным, несходные, однако, в отдельных признаках. Напротив, *H. Auricula* + *H. aurantiacum* и *H. Auricula* + *H. pratense* оказываются далеко отстоящими формами, а именно, одна форма стоит близко к одному, другая к другому исходному растению, тогда как у бастарда, названного последним, имеется еще третья, которая занимает почти середину между обеими.

Само собой напрашивается предположение, что перед нами отдельные члены еще неизвестных рядов, которые образуются непосредственным воздействием пыльцы одного вида на зачатковую клетку другого.

2. Обсуждаемые бастарды образуют, за исключением одного, всхожие семена. Как совершенно плодовитый можно назвать *H. echioides* + + *H. aurantiacum*; как плодовитый — *H. praealtum* + *H. flagellare*; как частично плодовитый — *H. praealtum* + *H. aurantiacum* и *H. Auricula* + + *H. pratense*; как мало плодовитый — *H. Auricula* + *H. Pilosella*; как неплодовитый — *H. Auricula* + *H. aurantiacum.* Из двух форм названного последним бастарда красноцветная была совсем бесплодна, от желтой было получено одно-единственное хорошо развитое семя. Затем нельзя не упомянуть, что между сеянцами частично плодовитого бастарда *H. praealtum* + *H. aurantiacum* одно растение было совершенно плодовито.

3. Потомки бастардов, полученных при самооплодотворении, до сих пор не варьировали; они были сходны в своих признаках между собой и с бастардным растением, из которого они произошли. От *H. praealtum* + *H. flagellare* до сих пор два, от *H. echioides* + *H. aurantiacum, H. praealtum* + *H. aurantiacum, H. Auricula* + *H. Pilosella* по одному поколению достигло цветения в количестве от 14 до 112 экземпляров.

4. Следует констатировать факт, что у совершенно плодовитого бастарда *H. echioides* + *H. aurantiacum* пыльца исходных родителей не в состоянии была помешать самооплодотворению, хотя она была нанесена в большом количестве на рыльце во время выхода из пыльниковой трубочки при расцветании.

Из двух цветочных головок, обработанных таким образом, были получены сеянцы, сходные с бастардным растением. Совершенно такой

же опыт, предпринятый уже нынешним летом у частично плодовитого бастарда *H. praealtum* + *H. aurantiacum*, привел к убеждению, что те цветочные головки, на рыльце которых была нанесена пыльца исходных родителей или других видов, развили значительно большее количество хороших семян, чем те, которые были предоставлены самоопылению. Объяснение этому явлению в связи с тем обстоятельством, что бóльшая часть пыльцевых зерен бастарда обнаруживает под микроскопом недостаточное развитие, нужно искать только в том, что при естественном течении самооплодотворения часть способных к зачатию яичек вследствие дурного качества собственной пыльцы остается неоплодотворенной.

И среди дикорастущих совершенно плодовитых видов нередко встречается, что в отдельных цветочных головках образование пыльцы не удается, и в некоторых пыльниках не развивается ни одного хорошего зернышка. Если в таких случаях все же образуются семена, то оплодотворение должно было произойти при посредстве чужой пыльцы. При этом легко могут возникнуть бастарды, так как различные насекомые, особенно трудолюбивые Hymenoptera, с большой охотой посещают цветы Hieracium и, очевидно, способствуют тому, чтобы пыльца, легко пристающая к их мохнатому телу, достигала рылец соседних растений.

Из того немногого, что я здесь сообщил, видно, что работа еще только начата. Я конечно колебался, обсуждать ли здесь только лишь начатые опыты. Только убеждение, что проведение проектируемых опытов займет еще целый ряд лет, и неуверенность, удастся ли довести их до конца, побудили меня к сегодняшнему сообщению. Благодаря благосклонности господина директора д-ра Нэгели из Мюнхена, любезно приславшего недостававшие мне альпийские виды, я получил теперь возможности ввести в круг опытов большее количество форм и питаю надежду добыть уже в наступающем году некоторые дополнения и подтверждения нынешним данным [4].

Если мы сопоставим в заключение приведенные здесь пока еще очень ненадежные результаты с теми, которые были получены при скрещиваниях различных форм гороха и о которых я имел честь докладывать здесь в 1865 г., * то мы натолкнемся на весьма существенное отличие. Бастарды Pisum, получаемые непосредственно при скрещивании двух форм, всегда одного типа; наоборот, потомки их изменчивы и варьируют по определенному закону. У Hieracium, насколько позволяют судить уже

* Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn, Bd. IV, Abhandlungen, p. 3.

произведенные опыты, обнаруживается, по-видимому, как раз противоположное. Уже при обсуждении опытов с Pisum было указано на существование некоторых бастардов, потомки которых не варьируют; так, например, по Вихура бастарды Salix размножаются как чистые виды, не подвергаясь изменениям. У Hieracium мы имеем, следовательно, аналогичный случай. Возможно ли в таком случае высказать предположение, что полиморфизм родов Salix и Hieracium находится в связи с особенностями поведения их бастардов, является до сих пор вопросом, возбуждающим большой интерес, но остающимся без ответа [5].

ПИСЬМА
К
К. НЭГЕЛИ
(1866—1873)[1]

I.

Высокочтимый господин!

Заслуги Вашего высокородия в области определения и классификации дикорастущих растительных бастардов общепризнанны [2], и я считаю своим приятным долгом предложить Вашему любезному вниманию описание ряда опытов по искусственному опылению растений [3].

Опыты были поставлены с различными формами Pisum, и их результаты показали, что поколения гибридов образуют совершенно своеобразные ряды, члены которых одинаково тяготеют к обеим исходным формам. Появление константных промежуточных форм, которые я неуклонно наблюдал при каждом опыте, заслуживает, по-видимому, особенного внимания. В рядах развития для двух и трех различающихся признаков, которые указаны в моей работе (стр. 21 и 22) [4], на первое место были поставлены обозначения константных форм, так как члены располагались по коэффициентам; однако они заняли бы более правильное место, если расположить члены по их естественному сродству с обеими исходными формами, причем тот член, который по всем признакам является гибридом и в то же время обладает наивысшим коэффициентом, окажется точно посредине.

Результаты, полученные Гэртнером в его опытах, мне известны; я неоднократно и внимательно просматривал его труд [5], чтобы доказать возможное совпадение с законами развития, найденными для моих опытных растений. Однако сколько я ни старался, ни в одном случае я не смог получить ясной картины. Весьма прискорбно, что этот достойный человек не опубликовал подробного описания отдельных опытов и не дал исчерпывающего диагноза для различных бастардных форм, особенно для тех, которые происходили от одинаковых скрещиваний. Такие его указания, как: «Некоторые индивидуумы более приближались к материнскому, другие к отцовскому типу» или «потомки чаще

возвращались к материнскому типу» и т. д., слишком общи и неопределенны, чтобы из этого можно было бы сделать твердый вывод. Тем не менее в большинстве случаев можно по крайней мере понять, что возможность совпадения с Pisum не исключена. Окончательного решения можно ожидать только от опытов, при которых степень родства между гибридными формами и их исходными видами будет обоснована диагностически, а не просто по общему впечатлению.

Для проверки совпадения с Pisum, по-видимому, достаточно во всех случаях исследовать формы, появляющиеся в первом поколении[6]. Если для каждых двух различающихся признаков окажутся те же численные соотношения и те же простые ряды развития, что и для Pisum, следовательно, вопрос решен. Ограждение во время цветения в большинстве случаев не вызовет затруднений, так как речь идет только об отдельных растениях, т. е. о таких, цветки которых опылены, и о некоторых гибридах, которые предназначены для образования семян. Бастарды, взятые извне, если их происхождение не бесспорно, все-таки во вторую очередь могут найти применение.

Для дальнейших опытов были выбраны Hieracium, Cirsium и Geum. В первых двух случаях процедура искусственного опыления очень трудна и ненадежна из-за мелких размеров и своеобразного строения цветка. Прошлым летом я попытался скрестить *Pilosella* с *pratense, praealtum* и *Auricula,* а также *H. murorum* с *umbellatum* и *pratense* и получить всхожие семена. Однако я боюсь, что, несмотря на все предосторожности, имело место самоопыление. Внешний вид молодых растений не позволяет заключить о желаемом успехе. Виды Hieracium очень легко произрастают в горшках и дают достаточно семян, если они во время цветения находятся в комнате или в теплице.

Из Cirsium опыляли двудомноцветущее *arvense* с *oleraceum* и *canum.* Цветки защищались от насекомых газовым материалом. Для осотов такой защиты, видимо, вообще достаточно. Затем скрещивание *C. canum* и *C. lanceolatum* с *C. oleraceum* осуществлялось путем простого перенесения пыльцы без удаления из цветков пыльников. То, что осуществляется в природе благодаря насекомым, может быть сделано в конечном счете рукой человека, и, по-видимому, из большого числа сеянцев можно получить все-таки тот или иной гибрид. Этот же прием я хочу будущим летом применить для Hieracium.

Большое внимание уделяется также бастарду *Geum urbanum + rivale.* Это растение относится, согласно Гэртнеру, к немногим известным до сих пор гибридам, потомство которых остается неизменным, если опыление производилось собственной пыльцой. Мне представляется не-

безусловным, является ли полученный Гэртнером гибрид действительно *G. intermedium*. Гэртнер называет свое растение промежуточным типом, но *G. intermedium* нельзя считать таковым во всех его частях. При превращении *G. urbanum* в *rivale* Гэртнер специально отмечает, что при опылении гибридов пыльцой от *rivale* были получены исключительно такие индивидуумы, которые явно приближались к отцовскому типу. Однако мы не знаем, в чем заключается это приближение, до какой степени вытеснялись каждым отдельным последующим опылением признаки *G. urbanum*, пока в конце концов не выявился чистый тип *rivale*. Не подлежит сомнению, что последовательное превращение происходит по определенному закону, который, в том случае если удастся его открыть, сможет объяснить поведение других гибридов этого типа. Я надеюсь следующим летом довести бастард, полученный путем искусственного опыления, до цветения.

Возможно, не лишено основания предположение, что некоторые виды Hieracium в гибридных соединениях ведут себя сходно с Geum. Например, весьма показательно, что дихотомическое ветвление, которое среди Pilosella может рассматриваться только как промежуточное образование, оказывается совершенно постоянным признаком, как я мог наблюдать прошлым летом на сеянцах *H. stoloniflorum*.

Намеченными опытами с видами Cirsium и Hieracium я вторгаюсь в область, в которой Ваше высокородие обладает обширными познаниями, приобретенными Вами благодаря долголетнему ревностному труду, наблюдениям и сравнению столь разнообразных форм этих родов в местах их произрастания. Мне крайне не хватает этих знаний; напряженная работа в школе мешает мне чаще выезжать за город, а во время каникул нередко бывает уже слишком поздно. Боюсь, что во время опыта, в частности с Hieracium, я столкнусь с некоторыми трудностями, поэтому обращаюсь к Вашему высокородию с просьбой не отказать в Вашем неоценимом содействии, если мне в каком-нибудь случае понадобится совет.

С величайшим уважением и почитанием Вашего высокородия подписывается

Грегор Мендель,
каноник монастыря,
преподаватель реального училища

Брюнн, 31 декабря 1866 г. [7].

II.

Высокочтимый господин!

Приношу искреннюю благодарность за любезно присланные труды. Больше всего привлекли мое внимание работы «Образование бастардов в мире растений», «О производных растительных бастардах», «Теория образования бастардов», «Промежуточные межвидовые формы растений», «Систематический обзор ястребинок в отношении промежуточных форм и границ видов» [8]. Серьезная разработка учения о бастардах с современных научных позиций мне кажется в высшей степени желательна. Еще раз благодарю Вас!

Относительно статьи, которую Ваше высокородие любезно приняли, мне кажется необходимым добавить следующее. Опыты, о которых в ней говорится, проводились с 1856 по 1863 г. Мне было небезызвестно, что полученный результат нелегко согласовать с нынешним состоянием науки и что в этих условиях опубликование одного изолированного эксперимента вдвойне рискованно как для экспериментатора, так и для вопроса им защищаемого. Мои усилия были направлены прежде всего на то, чтобы сделанные на Pisum наблюдения проверить опытами с другими растениями. При еще большем числе скрещиваний, предпринятых в 1863 и 1864 гг, я убедился, что нелегко найти растения, которые пригодны для обширного ряда опытов и что в неблагоприятном случае могут пройти годы для достижения желаемого результата. Я старался организовать контрольные опыты, для чего изложил на собраниях местного Общества естествоиспытателей опыты с Pisum. Как и следовало ожидать, я столкнулся с весьма разноречивыми мнениями, однако никто не предпринял, насколько мне известно, повторения опытов. Когда в прошлом году мне предложили опубликовать доклад в трудах Общества, я согласился после того, как еще раз просмотрел записи опытов различных лет и не обнаружил никакого источника ошибки. Посланная статья является точной копией конспекта упомянутого доклада, отсюда краткость изложения, требуемая вообще для докладов Общества.

Для меня не явилось неожиданностью, что Ваше высокородие будет говорить о моих опытах с недоверчивой осторожностью; в подобном случае я бы поступил так же. Два места в Вашем письме кажутся мне особенно важными, и я не могу не упомянуть о них. Первое касается вопроса, можно ли делать вывод о полной константности, если бастард Aa производит растение A, которое в свою очередь снова дает только A.

На это я позволю себе заметить, что я как эмпирик под констант-

ностью понимаю не что иное, как сохранение свойств в течение наблюдаемого периода. Мои данные, что среди потомков гибридов часть остается константной, могут распространяться только на те поколения, которые находятся под наблюдением, и не далее. На двух поколениях были проведены опыты с большим числом растений. Начиная с третьего поколения, количество пришлось ограничить из-за нехватки места, а именно таким образом, что в дальнейшем под наблюдением находились для каждого из семи опытов только отдельные растения из тех, которые во втором поколении остались константными, и из тех, которые варьировали. Наблюдение продолжалось (стр. 17) до 4—6 поколений [9]. Отдельные растения из константной группы обоих опытов (стр. 19—21) наблюдались по четвертое поколение включительно [10]. Далее я не могу не упомянуть о том случае, когда одна разновидность, чьи исходные родительские формы различались по четырем признакам, на протяжении 6 поколений не варьировала. А именно в 1859 г. из первого поколения гибридов был получен весьма плодоносный отпрыск с большим количеством вкусных семян. Так как его потомки в последующие годы сохраняли хорошие свойства и оставались такими же, эта разновидность разводилась на огороде и ежегодно культивировалась по 1865 г. включительно во многих экземплярах. Исходными растениями являлись *bcDg* и *BCdG*.

B Белок желтый	*b* белок зеленый
C Семенная кожура серовато-коричневая	*c* семенная кожура белая
D Боб выпуклый	*d* боб с перехватами
G Ось длинная	*g* ось короткая

Упомянутый отпрыск был *BcDG*

Окраска белка могла быть исследована только у тех растений, которые предназначались для получения семян, так как бобы остальных растений собирались недозрелыми. В этих растениях ни разу не встретилась зеленая окраска белка, также не наблюдалась лилово-красная окраска цветка (признак коричневой семенной кожуры), перехваты боба или короткая ось.

Таковы мои наблюдения. Не берусь судить, можно ли отсюда сделать окончательный вывод о возникновении константности; сознаюсь, однако, что я склонен рассматривать расхождение исходных признаков Pisum, происходящее у потомков гибридов, как абсолютное и устойчивое. Отпрыски гибридов обладают лишь одним из обоих исходных признаков или их гибридной формой; постепенных переходов к исходным призна-

кам или же последовательного приближения к ним я не наблюдал. Ход развития состоит попросту в том, что в каждом поколении непосредственно из гибридной формы раздельно и неизмененными возникают оба исходных признака и ничто не говорит о каком-либо заимствовании или унаследовании друг от друга. Чтобы привести лишь один пример, я хочу сослаться на посланные пакеты под номерами 1035—1088. Эти семена взяты от первого поколения гибрида, у которого были семена как с коричневой, так и с белой кожурой. Из коричневых семян этого гибрида произросли растения, одна часть которых имела только белую окраску семенной кожуры без какой-либо примеси коричневого цвета и, как я и ожидал, сохраняла то же постоянство по этому признаку, что и исходная форма.

Второе место (в Вашем письме), на котором я хотел бы остановиться, содержит слова: «Вы можете считать формулы эмпирическими, так как рациональными они не являются».

Все мои опыты над отдельными признаками приводили к результатам, что из семян гибридов произрастают растения, одна часть которых снова несет гибридные признаки (Aa), а другая характеризуется обоими исходными признаками (A и a) поровну. В среднем из каждых четырех растений два имеют гибридные признаки Aa, одно имеет исходный признак A и одно — признак a. Отсюда $2Aa + A + a$ является простым эмпирическим рядом развития для каждой пары различающихся признаков. Точно так же эмпирическим путем было доказано, что если в гибриде объединены два или три различающихся признака, то ряд развития представляет комбинацию двух или трех простых рядов. Я полагаю, что меня до сих пор нельзя было упрекнуть в том, что я перестал опираться на мои эксперименты. Если я, наконец, распространю комбинирование простых рядов развития на любое количество различий между обоими исходными растениями, то тем самым я вступлю на рациональный путь. Я считаю это допустимым, так как во время предыдущих экспериментов я нашел подтверждение тому, что развитие каждых двух различающихся признаков происходит независимо от других отличий [11]. Что касается данных о различиях зародышевых пузырьков и пыльцевых клеток, образованных у гибридов, то они тоже опираются на опыты. Эти и подобные им опыты по оплодотворению клеток кажутся мне важными, так как я надеюсь по их результатам объяснить наблюдаемое развитие гибридов Pisum. Эти опыты надо проконтролировать путем повторения в первую очередь.

Я весьма сожалею, что не в состоянии прислать Вашему высокородию семена тех разновидностей, которые Вы хотели бы получить. Как

я упоминал ранее, описываемые опыты проводились по 1863 г. включительно; в этом году они были прекращены, чтобы получить место и время для культивирования других подопытных растений. Семян от этих опытов больше нет. Был продолжен только один эксперимент по различию во времени цветения, и от него еще сохранились семена из урожая 1864 г. Это последние, собранные мною [семена], так как упомянутый опыт [о различии времени цветения] в следующем [1865] году пришлось прекратить из-за сильных опустошений, [произведенных] гороховым жуком *Bruchus pisi* [12]. Это насекомое, которое в предыдущие годы появлялось лишь на отдельных растениях, в 1864 г. причинило немалый ущерб, а в следующем году появилось в таком количестве, что осталась неповрежденной лишь четвертая или пятая часть семян. В окрестностях Брюнна пришлось в последние годы совершенно прекратить посадку гороха. Из сохранившихся семян некоторые можно использовать, в частности, среди них имеются разновидности, касательно которых я предполагаю, что они не будут варьировать; они происходят от гибридов, в которых были объединены 2, 3 и 4 различающихся признака. Семена взяты от членов первого поколения, следовательно, от растений, которые произошли непосредственно из семян начальных гибридов.

Если бы просьба Вашего высокородия не соответствовала моим желаниям, я бы, очевидно, подумал, прежде чем послать эти семена для опытов. Я боюсь, что частично они утратили всхожесть, кроме того они происходят от того периода, когда повсюду находили *Bruchus pisi*, который, как я полагаю, мог занести пыльцу. И наконец, я должен еще раз упомянуть о том обстоятельстве, что растения были предназначены для исследования в отношении различия во времени цветения. Конечно, при сборе семян учитывались и остальные различия, но, вероятно, это делалось не с такими предосторожностями, как в случае, предназначенном для главного опыта. Номера пакетов вместе с обозначениями, выписанные на отдельном листочке, соответствуют тем, которые я при сборе семян надписывал карандашом на конверте для каждого растения. Доминирующие признаки обозначены *A, B, C, D, E, F, G,* и я позволю себе на стр. 15 (в начале) указать на их двойное значение [13]. Рецессивные признаки имеют обозначения *a, b, c, d, e, f, g*; они должны остаться неизменными и в последующих поколениях, причем от семян, взятых от растений с исключительно рецессивными признаками, мы должны ждать совершенно такие же растения (в отношении рассматриваемых признаков).

Для избежания возможной ошибки в обозначении я дружески прошу Вас учитывать номера пакетов с семенами, поскольку они совпадают

с номерами моей описи. В каждом пакете находятся семена только от одного растения.

Некоторые из имеющихся разновидностей пригодны для опытов о половых клетках, результат которых мы сможем увидеть еще этим летом. Для этого я бы рекомендовал кругловатые желтые семена из пакетов 715, 730, 736, 741, 742, 745, 756, 757 и, кроме того, зеленые угловатые семена из пакетов 712, 719, 734, 737, 749, 750. Повторные опыты подтвердили, что при опылении растения с зелеными семенами тем, которое имеет желтые семена, белок опыленного семени теряет зеленую окраску и приобретает желтую. То же самое относится к форме семян. Если опылить растения с угловатыми семенами теми, у которых семена круглые или кругловатые, то опыленные семена всегда получают круглую или кругловатую форму. Из изменений, которым подвергаются цвет и форма семян в результате опыления чужой пыльцой, можно сделать соответствующий вывод о свойствах пыльцы, предназначенной для опыления.

Пусть B означает желтую окраску белка, b — зеленую, A — круглую форму семени, a — угловатую.

Если цветки растений, семена которых при самоопылении зеленые и угловатые, при опылении чужой пыльцой сохраняют зеленый цвет и угловатость семян, то оба признака растения, дающего пыльцу, равнозначны — ab.

Если изменяется форма цветка, то пыльца взята от растения Ab

» » цвет цветка » » » aB

» » и цвет и форма цветка » » » AB.

В вышеуказанных пакетах находятся семена, полученные от гибридов $ab + AB$: круглые и желтые, круглые и зеленые, угловатые и желтые, угловатые и зеленые. Для эксперимента наиболее пригодны кругловатые и желтые семена. Среди них могут встретиться («Опыты», стр. 19) [14] виды AB, ABb, AaB, $AABb$; следовательно, возможны четыре случая, когда растения, взращенные из зеленых угловатых семян, опыляются пыльцой растений, выращенных из угловатых и желтых семян, а именно:

I. $ab + AB$.
II. $ab + ABb$.
III. $ab + AaB$.
IV. $ab + AaBb$.

Если правильно предположение, что гибриды образуют столько пыльцевых клеток, сколько существует постоянных видов комбинаций, то

растения	*AB*	дают пыльцу со свойствами	*AB*,
»	*ABb*	» » »	*AB* и *Ab*,
»	*AaB*	» » »	*AB* и *aB*,
»	*AaBb*	» » »	*AB*, *Ab*, *ab* и *aB*.

В соответствии с этим оплодотворяются:

I. Зародышевые пузырьки *ab* пыльцой *AB*,
II. » » *ab* » *AB* и *Ab*,
III. » » *ab* » *AB* и *aB*,
IV. » » *ab* » *AB*, *Ab*, *aB* и *ab*.

От этих оплодотворений получаются следующие возможные разновидности:

I. *AaBb*
II. *AaBb* и *Aab*
III. *AaBb* и *aBb*
IV. *AaBb*, *Aab*, *aBb* и *ab*.

Если различные виды пыльцы образуются в равном количестве, то, следовательно:

I. Все семена окажутся круглыми и желтыми.
II. Половина — круглые и желтые, половина — круглые и зеленые.
III. Половина — круглые и желтые, половина угловатые и желтые.
IV. Четвертая часть — круглые и желтые,
» » круглые и зеленые,
» » угловатые и желтые,
» » угловатые и зеленые.

Так как далее между *AB*, *ABb*, *AaB*, *AaBb* наблюдается 1 : 2 : 2 : 4, то в среднем на каждые 9 растений, выращенных из кругловатых желтых семян приходится *AaBb* — 4 раза, *ABb* и *AaB* — каждое по 2 раза и *AB* — 1 раз и, таким образом, четвертый тип встречается в 4 раза чаще, чем первый, и в два раза чаще, чем второй и третий.

Если, наоборот, опылить растения, выращенные из упомянутых кругловатых и желтых семян, пыльцой растений из угловатых зеленых семян, то успех будет точно такой же, при условии, что зародышевые пузырьки образуются в том же соотношении и с теми же свойствами, как было указано для пыльцы.

Подобного опыта я сам не проводил, полагаю, однако, судя по успеху других сходных опытов, что можно с уверенностью рассчитывать на указанный результат.

По тому же методу следовало бы поставить отдельные опыты для каждого из обоих признаков семян, для чего пригодны все круглые семена, которые появились на одном растении одновременно с угловатыми, а также все желтые, появившиеся вместе с зелеными. Если, например, опылить растения с зелеными семенами пыльцой от растений с желтыми семенами, то полученные семена должны либо 1) все быть желтыми, либо 2) наполовину желтыми и наполовину зелеными, так как растения, полученные от желтых семян, относятся к видам *B* и *Bb*. Если далее *B* и *Bb* имеют численное соотношение 1 : 2, то второй случай встретится вдвое чаще, чем первый.

Для остальных признаков опыты могут проводиться по такому же методу, однако результат можно получить только в следующем году.

Из ястребинок, которые Ваше Высокородие мне рекомендует для опытов, я полностью располагаю Pilosella. Из Archieracia у меня есть *H. murorum* и *H. vulgatum,* но нет поблизости *H. glaucum, H. alpinum, H. amplexicaule, H. prenanthoides* и *H. tridentatum.* Прошлой осенью я нашел уже отцветший Hieracium, цвет семян которого такой же, как у Prenanthoidea (Фриз: Achaenia typice testacea (pallida) [15], однако он не совпадает ни с одним из относящихся сюда гербарных растений и объявлен, в конце концов, нашими ботаниками бастардом [16]. Отросток его с корнями пересажен в сад для дальнейших наблюдений, семена посеяны. Наша местность в целом бедна ястребинками, но может быть она недостаточно обследована. Будущим летом я надеюсь найти время побродить по песчаной местности, богатой бурым углем, которая находится в нескольких милях к востоку от Брюнна и тянется до венгерской границы. Оттуда известны некоторые другие редкие растения. Богемско-моравская низменность также является в отношении ястребинок еще почти terra incognita [17]. Если летом мне попадется что-нибудь достойное внимания, я не премину послать Вашему высокородию. Пока я посылаю пакеты с семенами вышеупомянутых растений, правда, в весьма поврежденном состоянии, и Hieracium, найденный мною прошлым летом в Брюнне на старой садовой ограде по меньшей мере в 50 экземплярах. Это растение отсутствует в местных гербариях, его внешний вид напоминает одновременно *H. praealtum* и *H. echioides*, однако он не является ни тем, ни другим [18]. *H. praealtum* встречается в окрестностях города, но *H. echioides* нет.

От гибрида *Geum urbanum* + *G. rivale* (из скрещиваний прошлого года) многие экземпляры зимовали в теплице-землянке, три из них сейчас цветут, остальные скоро расцветут. Пыльца образуется довольно хорошо, и растения, как доказывает и Гэртнер, по-видимому, являются плодовитыми. Мне кажется удивительным, что цветущие до сих пор растения относятся Гэртнером к исключительному типу. На стр. 302 Гэртнер говорит: «*Geum urbano-rivale* в большинстве случаев имеют большие желтые цветы, похожие на цветы *rivale* и только у нескольких экземпляров наблюдаются маленькие желтые цветы, приближающиеся к цветам *urbanum*» [19]. В самом деле, цветки моих растений желтые и оранжево-желтые и вдвое меньше цветков *G. rivale*; по остальным признакам они соответствуют, насколько до сих пор можно было судить, *G. intermedium*. Может быть, исключительному типу свойственно более раннее время цветения? Но, судя по бутонам, и остальные растения вряд ли дадут цветки большего размера. Или, может быть, исключение в данном случае стало правилом? [20]. За чистоту обоих исходных форм я могу поручиться. *G. urbanum* был взят из окрестностей города, где не встречается ни *G. rivale*, ни какой-либо другой представитель этого вида. *G. rivale* я достал в горах, на очень влажном лугу, где безусловно не растет *G. urbanum*. Растение обладает точными признаками *G. rivale*, оно находится в саду, и там же находятся сеянцы, полученные при самоопылении.

Гибриды *Cirsium arvense* + *C. oleraceum* осенней посадки зимой погибли в саду, от *C. arvense* + *C. canum* сохранилось одно растение. Надеюсь, что весенние сеянцы окажутся удачливее. Напротив, два других гибрида Cirsium хорошо перенесли зиму в теплице-землянке.

Прошлым летом я сделал наблюдение на одном из цветущих в саду растений *C. praemorsum (oleraceum + rivulare)*, что цветочные головки, появляющиеся на стебле в первую и последнюю очередь, не дают пыльцы, поэтому они остаются совершенно стерильными, из остальных примерно половина дает немного пыльцы и хорошие семена. На двух цветочных головках, развившихся последними, были произведены опыты по опылению, на одну перенесли пыльцу *C. palustre* и на другую *C. canum*. В обоих случаях получены всхожие семена, и растения, выращенные из остававшихся на зиму в холодной оранжерее, настолько хорошо развились, что успех гибридизации очевиден. Некоторые сеянцы *C. praemorsum*, затем, гибрида, относящегося, очевидно, к ряду *C. canum* + *palustre*, и другого гибрида, по-видимому, *S. rivulare* + *palustre*, хорошо перенесли зиму на открытом воздухе. То же самое можно сказать об осенних сеянцах гибридов *Aquilegia canadensis* + *vulgaris*, *A. canaden-*

sis + *A. atropurpurea* и *A. canadensis* + *A. Wittmaniana*. Напротив, осенние растения многих ястребинок, посаженных для исследования их константности, получили значительные повреждения. Для этого рода лучше всего производить посадку в первую весну, но вызывает сомнение вопрос, расцветут ли эти растения в том же году. Касательно Accipitrina Фриз указывает: «Accipitrina, praecocius sata, vulgo primo anno florent» [21].

От *Linaria vulgaris* + *L. purpurea* я получил очень пышные растения, которые, надеюсь, зацветут в первый же год [22]. То же самое относится и к *Calceolaria salicifolia* + *C. rugosa*. В течение лета разовьются гибриды *Zea mays major* (с темно-красными семенами) + *Z. mays minor* (с желтыми семенами), а также *Zea mays major* (с темно-красными семенами) + *Zea Cuzko* (с белыми семенами). Я не решусь утверждать, является ли *Zea Cuzko* особым видом. Под таким названием она попалась мне в лавке, где торгуют семенами. Во всяком случае это очень видоизмененная форма [23]. Для исследования развития окраски цветков гибридов в прошлом году проводилось скрещивание между видами *Ipomoea purpurea, Cheiranthus annuus* и *Antirrhinum majus*. Сюда же относится опыт над гибридами *Tropaeolum majus* + *T. minus* (1 поколение).

На нынешний год планируются пробные опыты с Veronica, Viola, Potentilla и Carex. К сожалению, я располагаю весьма незначительным количеством указанных видов.

Из-за нехватки места опыты могут начаться лишь с небольшим числом растений, и только когда будет испытана плодовитость гибридов и одновременно выявятся возможности надежной защиты их во время цветения, можно будет расширить опыт. До сих пор пригодными для этой цели оказались три вышеуказанных бастарда Aquilegia и *Tropaeolum majus* + *T. minus*, хотя плодовитость последнего средняя. Надеюсь, сюда можно будет присоединить также *Geum urbanum* + *G. rivale*.

Опыты продвигаются медленно, да иначе и не может быть. Сначала необходимо терпение, но позже дело пойдет лучше, когда одновременно будет проводиться много опытов. С начала весны до осени ежедневно напряженно ждешь нового, и необходимо огромное усилие, чтобы защитить растение. Если мои опыты будут способствовать в какой-то степени решению проблемы, я буду вдвойне счастлив.

Примите выражение искреннего уважения от преданного Вам

Г. Менделя
(Старый Брюнн, монастырь Св. Фомы)

Брюнн, 18 апреля 1867 г.

III.

Высокочтимый господин!

Мои намерения, изучить этим летом здешние ястребинки в их местах обитания, к сожалению, осуществлены далеко не полностью. Главная причина — недостаток времени; кроме того, я больше не гожусь для ботанических экскурсий, ибо небо наградило меня излишней полнотой, весьма ощутимой во время наших пешеходных прогулок, а особенно при подъеме на горы, вследствие всеобщего [закона] тяготения. Поскольку я не могу вследствие этого переслать Вам, как мне хотелось, коллекцию дикорастущих ястребинок, я позволю предложить Вашему любезному вниманию кое-что с моей плантации.

Прежде всего — это бастард Hieracium: *H. praealtum* + *H. stoloniflorum* (Autorum). Я прилагаю оба культивируемых исходных растения для Вашего любезного определения их, так как я не совсем доверяю моим определениям в этом роде [24]. Следует при этом отметить, что данный *H. praealtum* (может быть var. *obscurum* Rchb.) часто встречается в окрестностях Брюнна на сырых местах, лугах и т. п. и чаще развивается еще пышнее, чем культивируемый экземпляр. 28 сеянцев этого года не варьируют. Побеги полностью отсутствуют. *H. stoloniflorum* также встречается в здешних окрестностях, но только местами. Точно такую же форму я вырастил из семян, взятых от гербарного растения в Бреславле; к нему относилась следующая пометка: «часто встречается здесь и не является бастардом». Я бы хотел только установить, что здешнее растение идентично бреславльскому, что сеянцы прошлого и нынешнего годов (2-е поколение) не проявляют отклонений и что они обладают полной плодовитостью.

Наряду с другими экспериментами, проводимыми в прошлом году, для осуществления искусственного оплодотворения ястребинок, я пытался также помешать развитию пыльцы упомянутых *H. praealtum* или, по крайней мере, держать ее подальше от рыльца. Для этого с головки, еще не сформировавшейся окончательно, наполовину срезалась пленка, затем вынимались маленькие бутоны, за исключением 10—12, которые прорывались тонкой иглой, пока не обнажался пестик. Одновременно осуществлялся перенос пыльцы с *H. stoloniflorum* и позже это повторялось. Несмотря на весьма грубый метод, были получены четыре хорошо оформленных семени, которые, будучи весной посажены, дали столько же растений. Три из них полностью совпадают с *H. praealtum*, четвертое имеет значительные отклонения и, несомненно, является гибридной

формой *H. praealtum + stoloniflorum*. По крайней мере в одном из четырех случаев самоопыление было предотвращено вышеуказанным методом. Это кажется целесообразным, хотя является весьма утомительным, требует напряжения зрения и глаза устают. Поскольку этим способом в прошлом году было успешно осуществлено оплодотворение *Cirsium canum* через *C. oleraceum*, что очевидно из строения листа молодого растения, то этим летом во всех скрещиваниях между ястребинками я применял тот же прием.

Упомянутый гибрид Hieracium является здоровым пышным растением. В начале июля на нем появилось одновременно много прямых стеблей; побеги к этому времени полностью отсутствовали. Когда первые головки должны были уже расцвести, растения были вынуты с комом (Ballen), пересажены в горшок и во время цветения огорожены. Только после того как отцвели все головки, появлялся короткий толстый стерильный побег, который вскоре пустил корни. Позже растение снова было пересажено в грунт, и здесь, в конце сентября, оно начало цвести вторично, но стебли были значительно ниже и слабее. Вскоре после этого появился один низкорослый стерильный и пять корневых побегов с поднятыми головками.

Гибриды, полученные Фр. Шультцем при искусственном оплодотворении *H. Pilosella + H. Auricula* и *H. Pilosella + H. praealtum* считаются неплодоносными. Поэтому гибрид *H. praealtum + H. stoloniflorum* заслуживает некоторого внимания, так как он дал несколько хороших плодов. На 14 головках насчитывалось 1044 цветка, из них 624 дали хорошие плоды, но большая часть их была не плодоносна, и появилось только 156 растений (приблизительно 15%). Эти растения уже хорошо укоренились в земле и непременно зацветут в будущем году. Будут ли они сохранять признаки гибридной формы или будут варьировать, покажет наблюдение в следующем году.

Я хотел бы указать на те признаки гибридов, которые труднее поддаются определению на высушенных частях.

Листья опущены так же, как листья *H. stoloniflorum*, но ворсинки особенно на нижней пластинке имеются в гораздо меньшем количестве и звездообразный пушок не столь густой. Стебель покрыт звездообразным пушком с несколькими серовато-белыми ворсинками и отдельными железистыми волосками (у *H. praealtum* ворсинки у основания коричневые, а железистые волоски отсутствуют). Чешуйки, как и цветоножки, густо покрыты звездообразным пушком и железистыми волосками (ворсинки отсутствуют, как и у *H. praealtum*). Оболочка отцветшей головки книзу слегка выпукла, краевые цветки однотонные. Количество цвет-

ков в одной головке (согласно 14 различным подсчетам) в среднем равняется у *praealtum* — 39, *Stoloniflorum* — 145 и у гибрида — 75. Следовательно, последняя цифра не является средним числом, ибо среднее число — 92, но она оказывается точно средним пропорциональным к обоим числам, так как $75^2 = 39 \cdot 145$.

В будущем году растение будет оставаться под наблюдением. Кроме того, я надеюсь из скрещиваний этого года между *H. Pilosella, stoloniflorum, Auricula, praealtum aurantiacum* с одной стороны, и *H. murorum, vulgatum, rigidum, boreale* и *umbellatum*, с другой, получить новые бастарды для дальнейших исследований.

К сожалению, у меня нет других видов, существенных для опытов. Семена опыленных Pilosella вскоре после созревания были посажены и растения высажены в сад, где они довольно хорошо развились. Судя по виду листовой розетки соединение *H. praealtum* (var. *Bauhini*) следует признать удавшимся. Посев Archieracia произойдет следующей весной, они зацветают через 5—6 месяцев после посева.

Среди подопытных растений имеется тот вид с бледно-коричневыми семенами, от которого я весной послал отцветший экземпляр [25]. Растение произрастает в долине Пункова в отрогах Богемско-моравских гор на известняковой подстилке и встречается там на вырубках, и наряду с *H. murorum, H. vulgatum* и *H. boreale*. В августе оно не редко; я обнаружил их уже отцветшими. На сухой тощей земле они весьма слабо развиваются, торчащие в стороны веточки мало или совсем не развиты; наоборот, в местах, богатых перегноем их едва можно узнать. Я прилагаю великолепный экземпляр, найденный мной. Выращенные из семян в саду растения не варьируют, однако, они больше и крепче, хотя и растут, как и остальные ястребинки на песчаной неудобренной глинистой почве.

Прилагаю один Hieracium (по-видимому, *praealtum*), плоды которого имеют более светлую окраску, чем у известных мне видов *H. praealtum*. Я нашел это растение в окрестностях Чейчского озера, где оно растет в изобилии. Затем под Брюнном на песчаном склоне среди низких кустарников я нашел рядом с *H. praealtum* и *H. Pilosella* вильчатоветвящиеся формы, по-видимому, гибридного происхождения. Некоторые из них я тоже прилагаю. *H. praealtum,* как мне кажется, очень близок *H. cymigerum* Rchb. Более толстый экземпляр найден на увлажненном месте, а другой — на сухой каменистой земле.

От гибрида *Cirsium praemorsum* + *canum* (из прошлогоднего скрещивания) сохранилось только два растения, которые расцвели уже этим летом. От обоих растений, намеченных цифрами I и II, я посылаю засу-

шенные веточки с цветками и листья. Корневые перистые листья растения II полностью съедены улиткой, прилагаемые листья этого растения находились на различной высоте стебля. Хочу упомянуть, что оба растения были развиты весьма хорошо; преимущественно это относится к растению I (высота 6 футов, объем стебля у основания $6^1/_2$ дюйма). Нижние листья стебля были слегка поникшими, верхние — нет. Почти от основания стебля развились многочисленные побеги. Венчики, вначале совершенно белые, вскоре приняли желтовато-белую окраску, а при отцветании — соломенно-темную, в то время как пестик постепенно краснел и под конец стал темно-красного цвета. Нижняя часть стебля растения I, так же как края листьев корня и частично листьев стебля, были окрашены в темно-красный цвет, у растения II такая окраска отсутствует. Растение I зацвело в начале июля, растение II — на целый месяц позже. Растение I обладает средней плодовитостью, растение II — почти стерильно. Корни можно исследовать без нанесения вреда растению только будущей весной. Разительные различия в образовании листьев и положении цветка видны и на засушенных частях. От каждого из исходных растений сохранилось от весенних посадок этого года приблизительно по 50 отпрысков. Их развитие будущим летом покажет, могут ли получиться разновидности из обеих форм при самоопылении, какие они будут, и как они связаны с отличиями между обеими бастардными формами.

Было повторено скрещивание *C. praemorsum* и *C. canum* для получения большего числа гибридов, необходимых для дальнейших опытов.

Geum urbanum + *G. rivale* (из скрещиваний прошлого года) совпадает с *G. intermedium* Ehrh. Разновидности с красно-желтыми цветами и в два раза меньшими цветами среди моих гибридов не встречаются. Не все они имели одинаковую плодовитость, но ни одно растение не было полностью стерильным. Для дальнейших опытов опылили

G. urbanum	гибридом
G. rivale	гибридом
гибрид	*G. urbanum*
гибрид	*G. rivale*

Растения, полученные от этих опылений, а также при самоопылении гибридов, были в начале августа посажены в саду.

Гибрид *Linaria vulgaris* + *L. striata* расцвел в первый же год. Последнее растение я получил под названием «*Linaria purpurea* (*Antirrhinum striatum*)», но, по-видимому, это нечто иное, как *Linaria striata* DC, Гибриды по расположению листьев и цветков, величине, форме цветка

находятся посередине между исходными растениями; плоды, наоборот, совпадают с плодами *L. striata*, выпуклая округлая форма коробочки, как у *L. vulgaris*, у них отсутствует. Своеобразна окраска цветка и форма семян. Голубовато-фиолетовый оттенок верхней дольки, свойствен *L. striata,* оранжевый цвет зева — *L. vulgaris*. Основной окраской цветков у 33 растений из 55 явилась бледно-желтая, у 21 — бледно-фиолетовая и у одного соединились оба цвета, однако, раздельно на разных стеблях. От последнего растения я посылаю оба вида цветка, засушенные в песке, а также от *L. striata* и *Geum urbanum* + *G. rivale*. При засушивании в бумаге многое становится неясным.

Семена *L. vulgaris* имеют, как известно, форму плоской линзы, их поверхность грубая, они снабжены круглыми широкими крыльями. Семена *L. striata* имеют форму яйца с тремя резкими кантами, поверхность морщинистая, в крапинку, без крыльев. Семена гибридов обладают серьезными отклонениями. В то время как отдельные семена весьма напоминают семена *L. striata*: имеют три канта и без крыльев, большинство является промежуточным образованием, свидетельством чему служит то, что из трех поверхностей семени одна расширена, а противоположный кант притуплен или едва намечен, а у отдельных семян вообще отсутствует. В этом последнем случае семя имеет плоско-выпуклую или вогнуто-выпуклую форму и снабжено совсем узкими крыльями. Сморщенность и крапинки всегда наличествуют, только менее густо, чем у *L. striata*. Взаимное оплодотворение проводилось по такому же методу, что и у гибрида Geum.

Linaria vulgaris довольно хорошо опыляется пыльцой других видов Linaria, из пяти попыток этого лета четыре оказались удачными. Среди них имеется скрещивание с красивой *L. genistifolia;* этот бастард в диком виде произрастает под Брюнном. С *L. triphylla L. vulgaris* не скрещивается.

В заключение я позволю себе остановиться на одном наблюдении, сделанном мною этим летом над гибридом Verbascum. В 1864 г. я произвел ряд оплодотворений между несколькими видами Verbascum. Выращенные в саду гибриды были полностью стерильны, не было получено ни единого семени. Однако случаю было угодно, чтобы в горшке рассады было забыто одно растение *Verbascum phoeniceum* + *V. Blattaria* и летом оно оставалось без всякого ухода в одном из уголков сада. Осенью это довольно жалкое растение было обнаружено и пересажено на грунт к его пышно развившимся собратьям. Хотя в следующем году оно стало крепче, оно все-таки не зацвело и перезимовало вторично, в то время как его собратья в возрасте двух лет после цветения погиб-

ли. Этим летом растение наверстало упущенное, так как оно с июня по сентябрь беспрерывно цвело и принесло свыше 100 хорошо сформировавшихся семян. По-видимому, оно перезимует и в третий раз, так как после цветения у него появилась полная листовая розетка.

Я с нетерпением жду будущего лета, так как я впервые увижу потомков ряда плодоносных гибридов в цвету. Я озабочен тем, чтобы они появились в достаточном количестве, и я хочу одного, чтобы мое ожидание было вознаграждено многочисленными сведениями об их жизнеописании.

С величайшим почтением подписывается
Вашего благородия искренний почитатель
Грегор Мендель
Брюнн, 6 ноября 1867 г.

IV

Высокочтимый господин!

После того, как я в течение двух предыдущих лет приобрел некоторый опыт по искусственному оплодотворению ястребинок, я намереваюсь начать планомерные опыты с этим видом, которые должны ограничиться скрещиванием основных форм. Из Piloselloidea я располагаю типическими видами за небольшим исключением, но у меня совершенно нет Archieracia. Я охотно восполнил бы недостающее покупкой, но где? — вопрос, на который я не нахожу ответа. Со своим затруднением я решаюсь обратиться к Вашему высокородию. Может быть, Вы будете столь любезны, что разрешите эту трудность.

Я хотел бы получить следующие виды: *H. cymosum* (*genuinum*), *H. alpinum, H. amplexicaule, H. glanduliferum, H. piliferum, H. villosum, H. glaucum, H. porrifolium, H. humile, H. tridentatum, H. praenanthoides, H. albidum.*

Я так же был бы рад иметь *H. glaciale, H. alpicola* и *H. staticifolium.*

Для меня очень важно иметь семена или растения указанных видов, или и то и другое. От семян, очевидно, еще этим летом можно ждать цветущих растений.

Еще раз повторяя просьбу, я охотно добавлю обещание в случае удачи прислать засушенные или живые экземпляры бастардов.

С величайшим уважением к Вашему высокородию подписывается
Грегор Мендель
(Старый Брюнн, монастырь св. Фомы)
Брюнн, 9 февраля 1868 г. [26]

V.

Высокочтимый господин!

Примите мою сердечную благодарность за благополучно прибывшие семена ястребинок. Я Вам весьма обязан за Вашу дружескую посылку и я высоко ценю Вашу доброту! Вы собираетесь кроме того прислать живые растения! Я приложу все усилия, чтобы получить все возможные между различными видами гибридные формы, и в случае, если они окажутся плодоносными, их потомки на протяжении многих поколений также будут находиться под наблюдением. Я дружески прошу Вас, отнести покупные, транспортные и прочие расходы на мой счет.

С величайшим сожалением принял я известие о постигшем Вас 1 марта несчастном случае и искренне рад, что он не имел тяжелых последствий [27].

В моей жизни в последнее время совершенно неожиданно произошли изменения, а именно, 30 марта капитул монастыря, членом которого я состою, избрал мою скромную особу пожизненно главой. Из моего скромного положения преподавателя экспериментальной физики я вдруг перенесен в сферу, где многое мне чуждо, и очевидно, понадобится некоторое время и ряд усилий, чтобы я освоился с этим. Впрочем, это не помешает мне продолжать столь полюбившиеся опыты по гибридизации, и я даже надеюсь уделить им больше внимания и времени, после того как я освоюсь с новым положением.

На моей опытной плантации растения в общем перезимовали хорошо, их развитие довольно далеко продвинулось, на большинстве Piloselloidea и на части Archieracia уже показались бутоны. Удавшимися на сегодня следует считать бастарды: *H. Auricula* + *H. Pilosella*, *H. praealtum (Bauhini)* + *H. aurantiacum* и, вероятно, также *H. Pilosella* + *H. Auricula*. Из осенних сеянцев прошлогоднего бастарда *H. praealtum* + *H. stoloniflorum* (Autor.) перезимовали около ста. До сих пор эти растения (пока еще маленькие) по строению и внешнему виду листьев друг от друга не отличаются и совпадают с материнским растением. Я с нетерпением жду, как они будут развиваться дальше.

С уважением в совершеннейшем почтении,
Ваш преданный друг
Г. Мендель,
аббат и настоятель монастыря Св. Фомы

Брюнн, 4 мая, 1868 г.[28]

Высокочтимый друг!

Простите, что я с таким опозданием приношу Вам сердечную и искреннюю благодарность за присланные виды Hieracium. Я получил посылку 12 мая, как раз в тот день, когда я отправился в длительную инспекционную поездку, тогда я не смог найти время письменно поблагодарить Вас. Садовник получил указание обращаться с растениями со всей осторожностью, по одному экземпляру каждого вида посадить в горшок, а остальные высадить в грунт. Когда несколько дней тому назад я вернулся, то с немалым сожалением обнаружил, что половина растений, посаженных в горшки, погибла, по-видимому, от чрезмерного поливания. Растения, посаженные в грунт, за небольшим исключением сохранились хорошо, но придется их сортировать, так как садовник забыл снабдить их названиями. К погибшим растениям относятся Piloselloidea кроме небольшого количества *H. flagellare, H. auriculaeforme* и *aurantiacum*, а затем *H. pulmonarioides* и *H. albidum*. Однако я надеюсь, что ни один из видов не погиб окончательно.

Из любезно присланных мне семян взошли *H. amplexicaule, H. elongatum, H. alpinum, H. gothicum, H. tridentatum, H. praenanthoides*. Невсхожими оказались *H. villosum, H. albidum, H. glaucum*.

Из выращенного в прошлом году бастарда *H. praealtum* + *H. flagellare* в настоящее время зацвело первое поколение, состоящее из 112 растений. Насколько я могу судить по основным признакам, все растения сходны между собой и отклоняются от бастардного материнского, которое тоже цветет, только тем, что их стебли несколько слабее, ниже и менее разветвлены, что не может не броситься в глаза при сравнении с более взрослым и крепким материнским растением. Насколько можно до сих пор судить, плодовитость у всех полная. Менее благоприятный результат, полученный в этом смысле для материнского растения-бастарда в прошлом году, объясняется, по-видимому, тем, что растение во время цветения было перенесено из грунта в горшок, во время чего были повреждены корни, и растение было ослаблено в период образования семян.

Из прошлогоднего опыления выросло 5 бастардов Piloselloidea.

1. *H. praealtum* (*Bauhini*) + *H. aurantiacum* [29]. Этот бастард стоит приблизительно посредине между обеими исходными формами. Лучевые цветки (Strahlenblüthen) на верхней стороне оранжевые, на нижней — пурпурно-красные, остальные цветки — от золотисто-желтого до бледно-желтого; пестики желтые, рыльца — коричневые. Был пересажен до цветения и, возможно, поэтому мало плодовит. Из этого же опы-

ления я получил другую измененную форму, у которой раскрылись только две головки. По образованию листа и побега весьма схож с *H. praealtum*, и рыльца также желтые; стебель, напротив, покрыт ворсинками и цветы имеют окраску бастарда!

2. Другой бастард: *H. praealtum* (?) + *H. aurantiacum* [30] также зацвел. Одно из исходных растений, по-видимому, является промежуточной формой между *H. praealtum* + *H. echioides*. Бастард — промежуточное образование, окраска цветка как у вышеуказанных, рыльца — ржаво-коричневые.

3. *H. Auricula* + *H. Pilosella* [31] с характерным вильчатым делением стебля, также в цвету. Головки удивительно крупные, гораздо больше среднего размера, что, очевидно, является следствием весьма пышного развития растения.

4. 5. *H. praealtum* (*Bauhini*) + *H. Pilosella* [32], а также *H. Auricula* + *H. aurantiacum* [33] только начала цвести.

Растения весенней посадки еще не настолько развились, чтобы можно было судить об успехах опыления, но и среди них некоторые удались. В большинстве — это Archieracia.

Наступающей весной я позабочусь о том, чтобы послать [Вам] все бастарды с относящимися к ним исходными формами живыми экземплярами.

Ваше весьма дружеское обещание и впредь поддерживать и умножать мою подопытную флору я встречаю с величайшей благодарностью. Это побудит меня как можно лучше использовать предложенные средства.

С уверением в совершеннейшем почтении,
нижеподписавшийся
Ваш преданнейший друг
Грегор Мендель

Брюнн, 12 июня 1868 г.

VII

Высокочтимый господин и друг!

Согласно моему обещанию, я посылаю Вам некоторые гибриды Hieracium, Cirsium, Geum и Linaria, которые я получил путем искусственного оплодотворения. Прилагаю соответствующую опись, проставленные номера соответствуют тем, которые написаны на дощечках, привязанных к растениям.

A. Hieracium (H.) [34]

№ 1 был довольно плодовитым; выращенные из семян растения по внешнему виду до сих пор не отличаются друг от друга. Этот гибрид, как и № 2, 5, 8, 9 взяты от прошлого года и выращены в горшках (*H. calomastix* N., *H. magyaricum* + *H. aurantiacum* K.).

№ 2 получен с № 1 из одного опыления, однако, значительно отклонился и совершенно неплодоносен.

№ 3 и 4 — обе исходные формы [*H. Bauhini* (позднее *H. magyaricum*), *H. aurantiacum* H.]

№ 5 имел много цветов, но принес только четыре всхожих семени (*H. Mendelii* H., *H. Auricula* + *H. Pilosella bruennense* K.).

№ 6 и 7 — обе исходные формы предыдущего гибрида (*H. Auricula*, *H. bruennense* H., *H. Pilosella bruennense* K.).

№ 8 совершенно неплодоносен. Исходные формы № 4 и 6 (*H. Auricula* + *H. aurantiacum* K.).

№ 9 полностью плодовит. Молодые растения по строению листа не различаются (*H. monasteriale* H., *H. setigerum* + *H. aurantiacum* K.).

№ 10 — исходная форма вышеуказанного гибрида. Растет по краям стены нашего монастырского сада, другое местонахождение мне пока неизвестно (*H. setigerum* H.) (другая исходная форма № 4).

№ 11, выращенный в горшке был плодоносен частично, выращенный в земле — полностью (*H. inops* H., *H. florentinum subcymigerum* + + *H. flagellare* K.).

№ 12 и 13 — обе исходные формы (*H. praealtum*, *H. flagellare* H.).

№ 14 все сеянцы прошлого года (их было 112) совпадают с материнской гибридной формой № 11. Все они были плодоносными (*H. inops* H.. *H. flagellare* + (*florentinum*) *subcymigerum* K.).

B. Cirsia (H.)

№ 15. Сильное красивое растение средней плодовитости [35]. Наряду с этим гибридом от того же опыления была получена другая отклонившаяся форма, которая оказалась неплодоносной и прошлым летом погибла.

№ 16 и 17 — исходные формы.

№ 18. В последнем письме я сообщал об очень интересных потомках гибрида № 15 [36]. С сожалением пишу сегодня, что в состоянии послать только 4 штуки, так как остальные, несмотря на то, что все лето выглядели крепкими и пышно цвели, зимой погибли вопреки всем ожи-

даниям. Я тем более сожалею об этом, что надеясь на их продолжительную жизнь, я не засушил для гербария веточки. Ущерб, по-видимому, можно возместить, так как материнское растение здоровое и крепкое. При большой жизнестойкости многолетних Cirsium удивительно, что $^2/_3$ сильных и пышных растений погибло после первого цветения. Может быть, по своей структуре они могли прожить только два года или при других более благоприятных условиях они бы прожили дольше?

№ 19. Очень красивое растение средней плодовитости [37]. По строению листьев у еще молодых сеянцев наблюдается не меньшее разнообразие формы, чем у № 18. Удивительно, что гибриды Hieracium и Cirsium весьма неравно ведут себя при образовании потомства. Cirsium для изучения изменчивых бастардов был бы хорошим подопытным растением, если бы ему нужно было меньше места.

№ 17 и 20 — исходные формы вышеуказанного гибрида.

C. Geum (H.) *urbanum + rivale* (K.)

№ 21. Многие гибриды от одного и того же опыления несколько различаются по величине цветка и имеют неодинаковую плодовитость.

№ 22 и 23 — обе исходные формы.

№ 24, 25, 26 впервые будут цвести этой весной.

№ 27 и 28 еще в прошлом году принесли несколько несовершенных цветов. Согласно Гэртнеру, потомки этого гибрида Geum не варьируют.

D. Linaria (H.)

№ 29. От одного и того опыления были получены гибриды двух окрасок цветков [38]. 33 гибрида имели скорее желтоватую окраску, 21 — фиолетовую, а одно растение соединяло оба цвета. Плодоносность незначительная, потомки варьируют.

№ 31. Красивый и крепкий гибрид с незначительной плодоносностью [39].

От интересного бастарда *Mirabilis Jalappa + M. longiflora* сейчас у меня остался один экземпляр. Из немногих семян, полученных от него в прошлом году, выросло несколько растений, но они еще слишком слабы, чтобы перенести перевозку. То же самое касается гибридов, полученных от прошлогоднего опыления (гибридов, которые уже явно являются таковыми):

H. cymosum + H. Pilosella
H. Auricula + H. pratense
(H. prealtum + H. aurantiacum) + H. aurantiacum

H. praealtum + H. aurantiacum) + H. praealtum
(H. Auricula + H. Pilosella) + H. Auricula
Antirrhinum vulgare + A. rupestre [40]
Lychnis diurna + L. vespertina [41].

Мне пока не удалось получить бастарды Archieracia, однако я надеюсь, что посев нынешнего года даст желаемый результат. В прошлом году из присланных мне видов я сумел использовать только: *H. humile, H. Sendtneri, H. picroides, H. prenanthoides, H. hispidum* и *H. canescens*. Так как они, как и другие виды, хорошо перезимовали, я смогу расширить мои опыты, и это должно осуществляться в точном соответствии с планом, который Вы, уважаемый друг, любезно прислали мне.

Уже несколько недель нас радует здесь великолепная весенняя погода. Вегетация началась, если сравнить со средними данными за много лет, на 13 дней раньше, облиствение происходит почти повсюду.

Пользуясь возможностью выразить Вам, высокоценимый друг, мое величайшее уважение и почитание и просьбу не лишать меня и впредь Вашего расположения, нижеподписавшийся

Всегда преданный Вам
Грегор Мендель

Брюнн, 15 апреля 1869 г.[42]

VIII

Высокочтимый друг!

Не сердитесь, что я так поздно приношу мою благодарность за посланные живые ястребинки, которые все прибыли благополучно и великолепно цветут [43]. Строительство на дворах в Майере и другие хозяйственные заботы в течение недель отнимали все мое время, и когда я на пасху вернулся в Брюнн, здесь меня уже ждали срочные и отнимающие много времени дела. Только несколько дней тому назад я снова стал распоряжаться своим временем и теперь я в состоянии вернуться к моему любимому занятию, которое я вынужден был в конце июня прошлого года прервать из-за серьезной болезни глаз.

Я находился под серьезной угрозой быть вынужденным прекратить мои опыты по гибридизации, и все это по собственной неосторожности. Так как мне при работе с маленькими цветами ястребинок не хватало рассеянного дневного света, я в помощь себе сделал осветительный ап-

парат (зеркало с собирательной линзой), не подозревая, какое я тем самым навлеку на себя несчастье. После того, как в мае и июне я много работал с *H. Auricula* и *praealtum*, я почувствовал страшную усталость и напряжение в глазах и, несмотря на то, что я немедленно начал беречь глаза, эти явления достигли такой степени, что всю зиму я был совершенно неспособен ни к какому напряжению. С тех пор неприятные явления кончились, и теперь я снова могу длительное время читать и также продолжать опыты по опылению ястребинок, если их можно проводить без искусственного освещения.

С данным письмом я посылаю несколько живых бастардов Hieracium, к которым там, где необходимо, я прилагаю исходные формы.

Результаты опытов до сих пор еще слишком незначительные и имеют много недостатков, чтобы уже можно было сделать окончательные выводы. Но некоторые сведения уже получены, и я хочу вкратце сообщить те из них, которые мне кажутся особенно важными.

Прежде всего я хочу упомянуть, что, несмотря на неоднократные попытки, мне не удалось у некоторых видов Piloselloidea получить хотя бы один бастард путем оплодотворения чужой пыльцой. Речь идет, например, о *H. aurantiacum*. У этого вида я до сих пор не сумел помешать воздействию собственной пыльцы. *H. Pilosella, H. cymosum* также вызывают затруднения. У других, например, у разновидностей *H. praealtum* при совершенно одинаковом методе оплодотворение чужой пыльцой происходит легче, а *H. Auricula*, как я много раз убеждался, при известной осторожности, является вполне надежным подопытным растением. В прошлом году я оплодотворил свыше ста головок этого вида пыльцой *H. Pilosella, cymosum* и *aurantiacum*, приблизительно половина из них засохла в результате полученных повреждений, а остальные дали по 2—6 семян каждая. Все выращенные из них растения без исключения являются бастардами. Совсем маленькие растения *H. Auricula* + *H. Pilosella, H. Auricula* + *H. cymosum*, к сожалению, были в теплице съедены улитками, кроме нескольких экземпляров, но *H. Auricula* + + *H. aurantiacum* сохранились, и 98 из них высажены в сад. В следующем месяце они, по-видимому, достигнут стадии цветения.

Весьма пригодным для опытов представляется мне и другая форма, которую я обозначаю в посылке № XII, так как я не знаю как ее назвать и как классифицировать [44]. Я нашел это растение в большом количестве на лесных вырубках. Единственный опыт по оплодотворению, который я предпринял в прошлом году при помощи пыльцы от *H. Pilosella*, полностью удался, поскольку все 29 полученных растений являются бастардами.

Я хочу здесь отметить, что до сих пор я использовал для опыления только одну единственную форму *H. Pilosella*. Так как я не вполне уверен, не произошла ли в прошлом году при пересылке путаница, ибо позже во время цветения обнаружил, что среди моих подопытных растений замешалась другая соседняя форма *Pilosella*, то я посылаю вышеуказанную форму еще раз, а именно с обозначением *H. Pilosella* (Брюнн). Находится ли эта форма в каком-либо родстве с *H. echioides*, не решаюсь судить, хочу упомянуть только, что *H. Pilosella* встречается у нас часто, а ближайшее известное место произрастания *H. echioides* расположено в 5 милях отсюда. В прошлом году я нашел там в соседстве с *H. echioides* и *H. praealtum* растение, отправленное Вам под названием *H. praealtum* (?) и тем самым поставил вне сомнения предположение, что это растение принадлежит к ряду *H. echioides — praealtum*. Сравнение с исходными формами показывает, что оно даже ближе *H. echioides*.

Я буду Вам очень признателен, если Вы, уважаемый друг, при случае сообщите мне Ваше мнение по поводу Hieracium № XII, так как это растение наряду с *H. Auricula* принадлежит к лучшим подопытным растениям, поскольку от него довольно легко получить в большом количестве бастарды. Это обстоятельство представляется важным потому, что при большем количестве получаемых от одного опыления бастардов возможно судить об имеющихся у них отклонениях.

В действительности во всех случаях наблюдаются варианты, когда из одного опыления получают бастард во многих экземплярах. Что касается наблюдения относительно того, что при воздействии пыльцы одного вида на яйцеклетку другого, могут получиться отличающиеся друг от друга, даже существенно различные формы, то для меня это явилось полной неожиданностью, тем более, что во время опытов по возделыванию я убедился, что исходные формы при самоопылении дают видоустойчивое потомство. У Pisum и других видов я встречал только единообразные бастарды и того же ждал у Hieracium. Вам, уважаемый друг, могу признаться, как я разочарован в связи с этим. Еще два года назад зацвел у меня бастард *H. Auricula + H. aurantiacum* в двух экземплярах. У одного из них с первого взгляда можно было обнаружить родство с отцовской формой *H. aurantiacum*, у другого — нет. Последний имел другие листья и совершенно иную, теплую окраску цветка, а так как я тогда полагал, что между двумя исходными формами может существовать только одна бастардная форма, то второй экземпляр я счел случайным засорением и отставил его в сторону. Поэтому в прошлом году я отправил Вам только тот экземпляр, который по окраске

цветка очень близок *H. aurantiacum*. Только, когда позднее тот же бастард из опыления 1868 г. и бастард *H. Auricula* + *H. pratense* (var.), оба в трех экземплярах, достигли стадии цветения в таком же количестве вариантов, нельзя было не признать истинного положения дел.

Так как отосланный Вам экземпляр *H. Auricula* + *H. Aurantiacum* и исходная форма *H. Auricula* увяли, как видно из Вашего письма, я возмещаю их потерю и посылаю давно известного бастардного собрата под обозначением *H. Auric.* + *H. aurant.* 868b. Три экземпляра прошлого года обозначены 869 c, d, e. Вариант «c» полностью плодоносен.

Одна разновидность бастарда *H. Auricula* + *H. pratense* (var.) погибла зимой вместе с исходной формой *H. pratense*. Последняя не являлась типичной *H. pratense,* так как на листьях у нее имелись звездчатые волоски. Любезно присланные вами два экземпляра погибли в саду еще в первый год, один не успев расцвести, другой — во время цветения. Чистый вид я в окрестностях еще не нашел.

Бастард H. № XII [*cymigerum* H.] + *H. Pilosella* (Брюнн) только что отцвел. Среди имеющихся 29 экземпляров встречаются весьма значительные отклонения. Правда, все они являются переходными формами от одной исходной формы к другой. Однако никто не сочтет их за братские формы, если встретить их дикорастущими. Я пошлю всю коллекцию, как только побеги как следует укоренятся, что должно произойти через несколько недель. К этому времени, надеюсь, я сумею сообщить об основном опыте этого года *H. Auricula* + *H. aurantiacum,* который многое должен объяснить благодаря большому числу имеющихся экземпляров.

Hieracium № XII [*cumigerum* H.] сейчас оплодотворен *H. pilosella vulgare* (Мюнхен) и в следующем году небезынтересным представляется сравнение обоих бастардных рядов H. № XII + *H. Pilosella* (Брюнн) и H. № XII + *H. Pilosella vulgare* (Мюнхен). Также скрещена *H. Auricula* с *H. Pilosella vulgare* (M.) *H. Pilosella* (Бр.), затем она будет скрещена с *H. Pilosella niveum* (M.) От *H. Pilosella incanum* я получил только один цветок, остальные, надеюсь, последуют.

От бастарда *H. praealtum (Bauhini)* (?) + *H. aurantiacum,* два экземпляра которого я послал Вам в прошлом году, зацвели 25 растений. У них также, насколько можно сейчас судить, имеются различия. Из двух экземпляров, выращенных в горшке и давно отцветших, один полностью плодоносен, а другой почти стерилен. В бастардном ряду *H. Auricula* + *H. aurantiacum* также наряду с полной стерильностью встречается полная плодоносность.

В стадию цветения вступило второе поколение бастардов *H. praealtum* (?) [***setigerum*** **H.**] **+ *H. aurantiacum*** и ***H. praealtum*** **(*Bauhini*?) +** + *H. aurantiacum*, а также третье поколение *H. praealtum* + *H. flagellare*. В этих поколениях потомки не варьировали. Пользуюсь случаем отметить, насколько разительно отличается поведение бастардов Hieracium от поведения бастардов Pisum. Очевидно, здесь мы имеем дело с отдельными явлениями, которые вытекают из более общего закона [45].

Если нужно проследить потомков тех бастардов, которые имеют лишь частичную плодовитость, то необходимо тщательно предохранить цветок от воздействия чужеродной пыльцы, так как отдельные яйцеклетки могут легко оплодотвориться пыльцой других растений, те яйцеклетки, которые остались бы в противном случае неоплодотворенными из-за плохого качества собственной пыльцой. Одновременно я посылаю несколько двойных бастардов, которые произошли от *H. praealtum* (*Bauhini?*) + *H. aurantiacum*. Эти растения я поместил среди *H. Pilosella* (Брюнн), но отделил от других ястребинок. Эти бастарды следовало бы обозначить (*H. praealtum (Bauh.?)* + *H. aurantiacum*) + *H. Pilosella* (Брюнн). Во многих отношениях они представляют собой весьма интересные формы.

Если на рыльца цветков бастардов с частичной плодовитостью нанести пыльцу от других недалеко отстоящих видов, они образуют больше семян, чем при изоляции и самоопылении; посев семян дает возможность легко убедиться, что это является следствием воздействия чужой пыльцы. Наоборот, для бастардов с полной плодовитостью не требуется столь тщательное предохранение. Опыты над *H. praealtum*? + *H. aurantiacum* показали, что можно наносить на рыльце чужеродную пыльцу также и от обеих исходных форм в любом количестве, и это не помешает самооплодотворению. Все семена дали исходную бастардную форму.

Я посылаю также бастард *H. cymosum* (Мюнхен) + *H. Pilosella* (Брюнн). Это единственный бастард, полученный до сих пор от *H. cymosum*, хотя я много раз пытался оплодотворить этот вид.

Очень трудно предотвратить самоопыление у архиераций. До сих пор было получено только два бастарда. Материнским растением одного из них является тот вид со светло-коричневыми семенами, который я уже однажды посылал в засушенном виде; пыльца была взята от *H. umbellatum* с узкими листьями. Бастард и исходные формы посылаю. Из сеянцев этого года удачным следует признать оплодотворение одной формы *H. vulgatum* упомянутым *H. umbellatum*. Я тщетно ищу такой

Archieracium, какой смог бы сослужить службу подобную той, которую сыграли из Piloselloidea ***H. Auricula*** и Hieracium № XII.

Из архиераций, которыми я обязан Вашей доброте, все подверглись опытам, кроме *H. glaucum*. А именно, *H. amplexicaule, pulmonarioides, humile, villosum, elongatum, canescens, hispidum, Sendtneri, picroides, albidum, prenanthoides, tridentatum* и *gothicum*. У *H. amplexicaule* и *H. albidum* искусственно оплодотворенные головки всякий раз высыхали. *H. alpinum* я не располагаю. Из любезно присланных мне семян с ярлыками Бреслау и Мюнхена я получил *H. nigrescens* и другой вид, который однако не является *H. alpinum*.

Пользуясь случаем, я хочу заметить, что все архиерации цветут у меня хорошо. Правда, *H. albidum* в горшке несколько мерзнет, особенно зимой, но в грунте сохраняется хорошо. То же самое относится к Piloselloidea, за исключением *H. pratense* и *H. Hoppeanum*, которые погибли в первую же зиму, как в горшке, так и в земле.

В прошлом году из-за болезни глаз я не производил других опытов по гибридизации. Только один эксперимент казался мне настолько важным, что я не решился отложить его на более поздний срок. Это касается взглядов Нодэна и Дарвина, что для удовлетворительного оплодотворения яйцеклетки недостаточно одного пыльцевого зерна [46]. В качестве подопытного растения я взял, как и Нодэн *Mirabilis Jalappa*, однако результат моего опыта оказался совершенно иным. Из опыления одним единственным пыльцевым зерном я получил 18 хорошо развитых семян и от них столько же растений, из которых 10 уже зацвели. Большинство этих растений развилось так же пышно, как и растения, происшедшие от самоопыления. Несколько экземпляров до сих пор несколько задерживаются в развитии, однако тот успех, который демонстрируют остальные, заставляет искать объяснение в том факте, что не все пыльцевые зерна обладают одинаковой способностью к оплодотворению и что в опытах, о которых идет речь, было исключено участие других пыльцевых зерен. Следует предположить, что при большой конкуренции только сильнейшему удастся осуществить оплодотворение [47].

Впрочем, я хочу повторить эти опыты. Следует при этом эксперименте непосредственно проверить, участвовали ли у Mirabilis в опылении два или больше пыльцевых зерна. Согласно Нодэну их требуется по меньшей мере три [48].

Из опытов прежних лет в прошлом году я завершил [опыты] с *Matthiola annua* и *glabra, Zea* и *Mirabilis*. Их бастарды ведут себя точно так же, как бастарды Pisum. То, что Дарвин в своем произведении

«Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания» говорит, основываясь на чужих сообщениях, по поводу бастардов указанных видов, в некотором смысле правильно [49].

Два опыта еще продолжаются. От *Lychnis diurna* и *L. vespertina* имеется бастард приблизительно в 200 единообразных экземплярах. Первое поколение, по-видимому, в августе достигнет стадии цветения.

Опыты над окраской Matthiola продолжаются уже 6-й год и, по-видимому, будут продолжаться еще несколько лет. Благодаря уже полученным данным я надеюсь наконец выяснить суть дела. Очень затрудняло опыты отсутствие надежной шкалы цветов. Я, правда, получил из Эрфурта ассортимент *Matthiola annua* 36-ти переименованных окрасок, однако оказалось, что для моих целей этого недостаточно. Этому опыту я уделил особое внимание и надеюсь сделать некоторые сообщения после того, как кончится обследование моих 1500 питомцев этой культуры [50]. Это произойдет одновременно с посылкой Вам бастардного ряда H. № XII + *H. Pilosella*.

Еще раз благодарю Вас, высокочтимый друг, за посылку и выражаю Вам мое глубочайшее уважение.

преданный Вам *Грегор Мендель*

Брюнн, 3 июля 1870 г.

IX

Высокочтимый господин и друг!

Одновременно с этим письмом я посылаю обещанные 29 бастардов H. № XII [*H. cymigerum*] + *H. Pilosella* (var. Брюнн). Обозначенный № XII (ранее посланный) Hieracium все еще является для меня загадочной формой: может быть, это *H. poliotrichum* Wim? [51]

От бастарда *H. Auricula* + *H. aurantiacum* зацвело 84 экземпляра, несколько экземпляров погибло, остальные еще не достигли стадии цветения. Отклонения среди них весьма значительны. Каждый бастардный признак появляется в некотором количестве вариантов, которые представляют собой переходы от одного исходного признака к другому. По-видимому, варианты различных признаков могут выступать в любом сочетании друг с другом. Это доказывается тем, что расположение вариантов среди имеющихся бастардов невероятно разнообразно и едва можно в двух случаях встретить совершенно одинаковый вариант. Если

это предположение верно, то при большом количестве различий, которые встречаются среди *H. Auricula* и *H. aurantiacum*, для бастарда должны существовать сотни возможных форм. Поскольку эти исходные формы находятся друг от друга на весьма отдаленном расстоянии, то количество наблюдаемых бастардных форм слишком незначительно, чтобы уяснить истинное положение вещей. Лучше взять бастард *H. Auricula* + *H. Pilosella vulgare*, от которого в будущем году я надеюсь получить около 200 растений. Также хорошо представлены *H. Auricula* + *H. Pilosella niveum* и *H. Auricula* + *H. Pilosella* (var. Брюнн). *H. Pilosella incanum* — совершенно стерильно, *H. Auricula* нельзя оплодотворить пыльцой от *H. Pilosella incanum*.

Я хотел бы упомянуть также, что среди бастардных форм *H. Auricula* + *H. aurantiacum* приблизительно одна четвертая часть — совершенно плодовитая, половина — частично плодовитая, и одна четвертая — неплодовитая. Степень плодовитости не зависит от формы бастарда.

Если Вы хотите, уважаемый друг, будущей весной я вышлю Вам всю коллекцию.

Из сеянцев Archieracia этого года из-за продолжительной холодной и дождливой погоды только незначительная часть достигла цветения; из *H. humile*, которые я прекрасно использую в качестве подопытных растений, до сих пор не зацвел ни один экземпляр. Также еще не цветут сеянцы уже посланного Вам бастарда Н.? [52] — *H. umbellatum*, но, вероятно, зацветут, если осень будет благоприятной. До сих пор среди них не наблюдается никакого различия. Сомнительную исходную форму я поместил бы, пожалуй, к *H. racemosum*, если бы не светло-коричневая окраска семени, которая до сих пор неизменно сохраняется.

Опыт для решения вопроса, достаточно ли для опыления одного пыльцевого зерна, был повторен на *Mirabilis Jalappa* с тем же успехом, что и в прошлом году. Растения, полученные в прошлом году от оплодотворения одним пыльцевым зерном, ничем не отличаются от растений, полученных при самоопылении. Вначале казалось, что отдельные растения отстают в развитии, однако позже они совершенно нагнали упущенное.

Чтобы узнать, могут ли в оплодотворении совместно участвовать два пыльцевых зерна, начат другой опыт над *M. Ialappa,* который сейчас продолжается. Как мне известно из опыта, семенные разновидности кармазиновой, желтой и белой окраски цветка являются устойчивыми, а бастарды от скрещивания кармазиновой + желтой и кармази-

новой + белой не меняют свою окраску. Оба оплодотворения происходят легко и как будто не имеется никакого различия по половому сродству. Над кармазиновой разновидностью было проведено большое количество опылений на лугу, причем на рыльце одновременно наносились два пыльцевых зерна, одно от желтой разновидности, а другое — от белой. Так как окраска цветов у [бастардов] кармазиновой + желтой и кармазиновой + белой известна, то в следующем году выяснится, появится ли наряду с обеими бастардными окрасками еще и третья окраска, которую можно будет объяснить взаимодействием обоих пыльцевых зерен.

В последнем случае развитие потомков, по-видимому, будет иным, чем у обеих простых бастардных окрасок, которые ведут себя подобно Pisum и первое поколение которых наполовину имеет снова бастардную окраску, а вторая половина делит поровну оба исходных цвета, и в последующих поколениях они не варьируют. Те потомки бастарда кармазиновый + желтый, которые в первом поколении получили исходные цвета, и во втором поколении, выращенном из семян, сохраняют ту же окраску. Оба цвета появляются в таком чистом виде, как будто они никогда не были соединены. Дарвин и Вирхов указывали на большую степень независимости (Selbständigkeit), которая свойственна отдельным признакам и целым совокупностям признаков у животных и растений. Важным доказательством правильности такого взгляда является несомненно поведение растительных бастардов [53].

Опыты над окраской *Matthiola annua* и в этом году, несмотря на большое количество опытных растений, имели весьма незначительный успех. По полученным данным, совпадение с Pisum вероятно. Трудность представляют явления, относящиеся к интенсивности окраски. Чаще вместо ожидаемой степени окраски появляется другая более высокая или более низкая цветовая гамма, если можно так выразиться, или обе вместе, и не у одного или другого растения, а у целого ряда экземпляров. Поэтому сортировка не совсем точна, так как легко можно разделить однородные растения или допустить противоположные ошибки. Для вариантов окраски тогда получатся цифры, совершенно непригодные для выведения формулы развития. Сейчас взяты новые подопытные растения; может быть, с ними удастся получить более простые ряды.

В заключение я позволю себе сообщить об одном странном случае числового соотношения между мужскими и женскими растениями бастарда *Lychnis diurna* + *L. vespertina* [54]. Я оплодотворил три цветка *L. diurna* и семена из каждой коробочки посеял отдельно.

Имелось:

Коробочка	I	74	растения,	54	женских,	20	мужских
»	II	58	»	43	»	15	»
»	III	71	»	54	»	17	»
		203		151		52	

Чистый ли это случай, что мужские растения оказались в пропорции 52 : 203 или 1 : 4, или это соотношение имеет тот же смысл, что и в первом поколении бастардов с изменчивым потомством? Я сомневаюсь в этом, хотя бы из-за тех странных выводов, которые в этом случае следовало бы сделать. С другой стороны, этот вопрос не так легко отвергнуть, если учесть, что основа жизнедеятельного развития одного пестика или только тычинок заложена в строении основных клеток, из которых возникли растения, и что это различие в основных клетках возможно проистекает из того, что как яичко, так и пыльцевая клетка различались по половому задатку. Поэтому я не хочу отказаться от этого случая [55].

С выражением совершенного почтения,
преданный Вам

Грегор Мендель

Брюнн, 27 сентября 1870 г.[56]

X

Брюнн, 18 ноября 1873 г.

Высокочтимый господин и друг!

Несмотря на все мое желание, я не смог выполнить данное обещание [57]. В нынешнем году ястребинки снова отцвели, но я не смог уделить им больше одного-двух кратковременных посещений. Я чувствую себя поистине несчастным от того, что я вынужден забросить мои растения и пчел. Так как я сейчас располагаю некоторым временем и не знаю, будет ли оно у меня будущей весной, то сегодня я посылаю Вам кое-что из моих последних опытов 1870—1871 гг. Если уже поздно высадить растения в открытый грунт, Вы можете поместить их в умеренно влажной земле или в песке в холодную теплицу, где они легко перезимуют на светлом месте.

Я посылаю Вам:

1. *H. praealtum* (Мюнхен) [*obscurum* H].	+ *H. Pilosella incanum* (Мюнхен) [*velutinum* H].
2. *H. Auricula*	+ *H. Pilosella vulgare* (Мюнхен)
3. *H. Auricula*	+ *H. Pilosella vulgare* (Брюнн) [*bruennense* H.]
4. *H. Auricula*	+ *H. Pilosella niveum* (Мюнхен) [*tardiusculum* H.]
5. *H. Auricula*	+ *H. aurantiacum* (Брюнн)

Последующие заметки взяты из записей 1871 г.

ad 1[58]	1 бастард, совершенно неплодовитый;
ad 2.	84 бастарда, все неплодовитые, почти без различий;
ad 3.	25 бастардов, все плодовитые, все одинаковые;
ad 4.	35 бастардов, все неплодовитые, все одинаковые;
ad 5.	около 90 бастардов, частично плодовитые, все различные.

У 1—4 цветорасположение очень часто простое, как у исходной формы *H. Pilosella.*

Наименование, стоящее после знака +, всегда указывает на тот вид, от которого взята пыльца. Поэтому знак + означает: оплодотворено пыльцой от...

Бастарды, относящиеся к каждому номеру, были высажены на отдельную грядку и не могли мешать друг другу разросшимися корневыми побегами, но зато бастарды, находящиеся на одной грядке, за то время, когда они оставались без присмотра и ухода, так переплелись друг с другом, что рассортировать их трудно, а частично даже невозможно. Для посылки я отобрал только те экземпляры, о которых я с уверенностью могу сказать, что каждый из них происходит от другого сеянца бастарда. Разделение было невозможно только у № 5 (*H. Auricula* + *H. aurantiacum*), так как этот бастард произвел такие необыкновенно пышные индивидуумы, что грядка была покрыта ими как ковром. От этого бастарда я посылаю растение с тремя совершенно плодоносными вариантами, которые я уже в первое же лето, после созревания семян, вырыл и пересадил для дальнейших опытов на отдельную грядку. Два из них, которые ближе к *H. aurantiacum*, и на новом месте так переплелись друг с другом, что их нельзя точно отли-

чить. Растения, как я надеюсь, обоих вариантов находятся в конверте «а» под № 5. В конверте «b» находятся растения третьего варианта, который ближе к исходной форме *H. Auricula*.

Так как указанные три варианта бастарда являются полностью плодовитыми, они должны были быть использованы для опытов над последующими поколениями, но эти опыты не осуществились. По-видимому, можно с уверенностью предположить, что поколение, полученное при самоопылении этих вариантов, не будет подвержено такому же варьированию, как это было у первоначальных бастардов. По крайней мере, растения, выращенные для контроля из семян, которые образовались от этих вариантов на свободе в 1870 г. без всякой защиты и среди прочих бастардов, не варьировали, они совпадали без исключения с материнским растением. С указанными вариантами бастарда в одно время и вблизи от них цвели также *H. aurantiacum*, но влияния их пыльцы не было обнаружено.

Гэртнер доказал препотенцию пыльцы исходных родительских форм над пыльцой бастардов у различных растений. Я поставил один единственный опыт над Hieracium, результат которого, несмотря на свою единичность, заслуживает тем не менее короткого сообщения. В качестве опытного растения был использован бастард *H. praealtum* + *H. aurantiacum* [59], который только частично был плодовитым, так что на каждой головке только у третьей или четвертой части цветков развились хорошие семена.

Подопытное растение выращивалось в горшке у окна. После того, как несколько головок отцвело, были удалены все цветущие, и для опыта из них были выбраны только две с еще закрытыми цветками. Как только на этих головках раскрылись первые цветки, на рыльца, выступающие из трубочек пыльника, была тотчас обильно нанесена пыльца от *H. aurantiacum*, и так продолжалось три-четыре дня, пока все цветки не раскрылись и на все рыльца не была нанесена пыльца. Ко времени созревания оказалось, что каждая из обеих искусственно оплодотворенных головок образовала значительно больше семян, чем остальные головки, предоставленные самоопылению. От этих последних сосчитали все семена и определили среднее количество, приходящееся на каждую головку.

В следующем году из семян обеих искусственно оплодотворенных головок были получены растения двух типов: одни полностью совпадали с материнским растением, а другие более приближались к *H. aurantiacum*. Численное сравнение показало, что количество сеянцев, не удаленных от материнского растения и таким образом полученных в

результате самоопыления, было почти таким же, каким оно должно было быть согласно полученному среднему числу, если обе головки были бы предоставлены исключительно самоопылению.

Пыльца от *H. aurantiacum* была действенной только в таких цветках, которые без ее участия остались бы стерильными, но пыльцу бастарда она вытеснить не могла.

Следует особенно отметить, что этому опыту, который вообще легко провести, я уделял все возможное внимание, я ни разу не пропустил того времени от 7 до 9 утра, когда ежедневно открывалась новая зона цветка от края до середины круга, и на рыльце, как только оно открывалось, переносилась свежая пыльца от *H. aurantiacum*.

Я далек от того, чтобы истолковать результат этого опыта в том смысле, что Гэртнер был неправ, когда утверждал, что при конкуренции пыльцы исходных форм пыльца бастарда не действует. Из опыта нельзя сделать вывод об обратном, скорее своеобразным строением цветка, и поведением половых органов нужно объяснить то исключение, которое в этом смысле представляет Hieracium.

Я предполагаю, что для этого вида всякая свободная конкуренция исключается, пока собственная пыльца хорошо развивается и способна к оплодотворению, так как в этом случае чужеродная пыльца всегда опаздывает и уже по этой причине не может успешно конкурировать. Как я часто мог убедиться, пыльники Hieracium открываются уже в бутоне и передают пыльцу на тесно соприкасающееся с ним рыльце, таким образом, во время цветения рыльце выходит из трубочки уже покрытое пыльцой. Много раз за целый день до цветения *H. aurantiacum*, *H. murorum* и др. я осторожно отделял трубочку пыльника у основания и вытаскивал через столбик, не раскрывая трубочку сбоку и применяя прочую предосторожность, затем на рыльце неоднократно наносилась чужеродная пыльца, предназначенная для оплодотворения, и тем не менее из полученных семян никогда не получалось ничего другого, кроме *H. aurantiacum*, *H. murorum*.

Исходя из этого опыта, я считаю весьма вероятным, что оплодотворение чужеродной пыльцой происходит только тогда, когда собственная пыльца почему-либо не попадает, в то время как восприимчивость пестика сохраняется, что не так редко встречается у этого рода.

Известно, что неблагоприятные изменения жизненных условий у людей и животных вызывают уменьшение продолжаемости рода, а также половую слабость, а иногда и полное бесплодие, причем в первую очередь всегда страдает мужская часть (как у животных в неволе). У растений не может быть иначе. *H. Pilosella incanum* не смогла при-

способиться к здешнему климату. Летний воздух для этого растения слишком сухой, а может быть, и слишком теплый. В 1870 г. майские и июньские цветки были совершенно стерильны, в следующем году частично они стали плодоносными, а отдельные головки, появившиеся осенью, совершенно плодоносны. Возможно, причиной стерильности летних цветков явилось плохое качество собственной пыльцы, так как мне не удалось этой пыльцой опылить и *H. Auricula*, в то время как опыление пыльцой других разновидностей Pilosella не вызывало никаких затруднений. Однако в конце августа оплодотворение пыльцой от *H. Pilosella incanum* удалось. Гэртнер на основании своих опытов также пришел к выводу, что мужской принцип (как он выражается) затрагивается в первую очередь.

Если бы дело обстояло действительно так, то свободное образование бастардов у Hieracium следовало бы отнести за счет временных нарушений, которые, если они часто повторяются или сохраняются, в конце концов приведут к исчезновению данного вида, в то время как тому или иному поколению бастардов, более счастливо организованному, для которого существующие земные и космические условия благоприятны, удастся успешно выдержать борьбу за существование и прожить длительное время, пока и его, наконец, не постигнет та же участь.

Я полагаю, что виды, от которых существуют многочисленные бастарды, очень старые или, по крайней мере, превысили свой жизненный срок (*H. Auricula, H. praealtum*).

Я ничего не могу сообщить по поводу успешности собранных проф. Нисслем бастардов моравских ястребинок. Посылка от иногородних членов Общества ожидается только зимой.

Выражаю почтительное уважение,
всецело преданный Вам
Грегор Мендель[60]

ПРИЛОЖЕНИЯ

ОТ РЕДАКЦИИ

Классические работы Грегора Менделя не переиздавались у нас в течение 30 лет, со времени выхода их в двух изданиях в 1935 г.: одного в серии «Классики естествознания» (Сельхозгиз), другого — в серии «Классики биологии и медицины» (Биомедгиз). Настоящее издание выходит к 100-летнему юбилею открытия Менделем закономерностей наследственности, широко отмечаемому как у нас в стране, так и на родине Менделя, в Чехословакии.

Оно содержит не только неоднократно издававшиеся на русском языке тексты двух единственных опубликованных Менделем работ о гибридах у гороха и ястребинки, но и впервые публикуемые на русском языке письма Менделя к К. Нэгели (1866—1873). Эти письма имеют не только большой биографический интерес, дополняя яркими штрихами и обогащая точными хронологическими датами и фактами столь малоизвестную творческую биографию Менделя, но и с большой убедительностью показывают огромный масштаб экспериментов Менделя, опубликованных лишь в незначительной степени. В них ярко отражаются глубокая продуманность в понимании закономерностей, открытых Менделем, и его твердая уверенность в их истинности и универсальности.

В приложениях к классическим текстам Менделя воспроизводится статья акад. Н. И. Вавилова, перепечатываемая без изменений из издания 1935 г., осуществленного под его редакцией. Далее следует статья чл.-корр. АН СССР Б. Л. Астаурова, написанная в связи с отмечаемым в этом году юбилеем.

Биографический очерк составлен А. Е. Гайсиновичем специально для этого издания. Им же даны подробные комментарии.

Таким образом, настоящее издание восстанавливает имя Грегора Менделя как одного из классиков науки, искусственно вычеркнутое из их числа и подвергавшееся необоснованной критике.

Н. И. Вавилов

МЕНДЕЛИЗМ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В БИОЛОГИИ И АГРОНОМИИ

Маленькая книжка Грегора Менделя, скромно озаглавленная «Опыты над растительными гибридами», рассматривается в современной биологии как основной ключ к пониманию явлений наследственности.

Гению Менделя удалось с поразительной ясностью и убедительностью экспериментально показать, что отдельные наследственные признаки ведут себя при скрещивании независимо, свободно комбинируясь в потомстве по законам вероятности в определенные числовые соотношения. Это явление было объяснено им обусловленностью признаков наследственными зачатками, заключающимися в половых клетках (гаметах). Им дан метод исследования наиболее запутанных биологических явлений, перед тайной которых останавливался естествоиспытатель прошлого века. Более того, Мендель открыл путь к планомерному управлению наследственностью на основе установленных им закономерностей.

* * *

Работа Менделя, опубликованная в 1866 г. в «Трудах» малоизвестного Общества естествоиспытателей в Брюнне, прошла в свое время незамеченной в мировой науке, хотя ее и читали некоторые из крупных биологов того времени, как ботаник Нэгели, с которым Мендель вел оживленную переписку. Известный русский ботаник Шмальгаузен подробно цитирует работу Менделя в своей диссертации «О растительных помесях», опубликованной в 1874 г. Но большое значение работы Менделя осталось непонятым современниками.

Метафизический подход к проблемам наследственности царил в умах большинства биологов XIX века. «Ознакомившись с попытками объяснения наследственности в прошлом,— пишет К. А. Тимирязев,— невольно вспоминаешь слова Гамлета на вопрос, что он читает,— слова, слова, слова».

Сам Мендель в дальнейшей своей работе столкнулся с запутанными явлениями наследственности у ястребинок, по внешнему виду противоречившими его основным выводам, установленным при работе с горохом. Вместо отчетливого расщепления по признакам, укладывающегося в определенные числовые соотношения, здесь наблюдались явления поразительной константности гибридов. Только уже в XX веке исследованиями скандинавских ботаников вскрыта природа противоречивых явлений у ястребинок, объяснившихся весьма просто распространенным у сложноцветных явлением партеногенеза (девственного оплодотворения).

Нет сомнения, что работа Менделя возникла под влиянием практических запросов растениеводов и животноводов, но 35 лет она оставалась неизвестной широкому кругу биологов и селекционеров. О ней нет упоминания ни в одной из крупных работ конца XIX столетия, посвященных проблемам наследственности.

Селекционные практические работы, выросшие под влиянием экономики сельского хозяйства, особенно к концу XIX века, широкое применение гибридизации в животноводстве и растениеводстве снова подводят биологов к закономерностям, открытым Менделем. О том, как рос интерес к гибридизации к концу XIX века, свидетельствует многолюдная международная конференция по гибридизации, созванная в Лондоне Королевским садоводственным обществом в июле 1899 г. * На ней присутствовали будущие крупные генетики и селекционеры, в том числе английский зоолог Бэтсон, ботаник Гуго де Фриз из Голландии, знаменитый селекционер Анри Вильморен из Франции. На этой конференции Бэтсон сделал интересный доклад на тему «Гибридизация как метод научного исследования». В своих «Материалах по изменчивости», в объемистом трактате, подытоживающем знания по изменчивости (1894 г.), Бэтсон обратил большое внимание на прерывчатость в изменчивости, широко распространенную в животном мире. Опыты по гибридизации с животными и растениями обычно выявляют у гибридов прерывчатость в изменчивости, что и заставило Бэтсона уделить исключительное внимание методу гибридизации.

* Впоследствии эта конференция стала условно считаться как первый международный конгресс по генетике.

«Я полагаю,— говорил он в своем докладе,— что пройдет лет 25 и метод гибридизации вызовет революцию в наших представлениях о видах, о наследственности, об изменчивости и о других явлениях, над которыми работает естествознание. Мы увидим, я верю, новое естествознание» (стр. 50) *.

Темы автора классической «Мутационной теории» де Фриза на этой конференции очень скромны: «О прозрачных бумажных пакетах при скрещивании», «Об уродствах при гибридизации». Множество других докладов, сделанных, главным образом, селекционерами, посвящены описанию гибридов у разных растений, в особенности междувидовым гибридам, и развивают идею целесообразности применения метода гибридизации в селекции хлебных злаков, плодовых деревьев и в цветоводстве.

Замечательно то, что даже в наиболее интересной синтетической речи Бэтсона о гибридизации (1899 г.) нет ни малейшего упоминания о Менделе. Мысли крупнейшего менделиста XX века, будущего основоположника генетики, скользят по поверхности фактов, не будучи в состоянии проникнуть в существо закономерностей, которые становятся ясными на следующий год.

Диалектика фактов исторически неумолимо приводит исследователей к закономерностям, установленным Менделем. Прямые опыты с растениями приводят одновременно трех исследователей-ботаников — в Голландии де Фриза, в Австрии Чермака и в Германии Корренса — к законам, открытым 35 лет назад неведомым монахом в Брюннском монастыре. Особенно много фактов в доказательство положений Менделя собрал де Фриз, притом на самых разнообразных растениях. Почти одновременно Бэтсон экспериментально доказывает приложимость этих законов к животным.

В боях утверждается новое экспериментальное учение о наследственности. Поразительная конкретность Менделя резко становится в противоречие с установившимися метафизическими подходами к наследственности, и ряд крупных исследователей становится в оппозицию к его учению. В 1902 г. выходит замечательная книга Бэтсона, озаглавленная «Основы наследственности Менделя» ** с приложением перевода на английский язык работ Менделя. Под заголовком этой книги указано: «в защиту» (a defence). В значительной мере она посвящена полемике с зоологом Уэлдоном (Weldon), опровергавшим ряд положе-

* См. Hybrid Conference Report, 1900. Journ. of the Royal Horticultural Society, 24, London.

** Mendel's Principles of Heredity. A Defence by W. Bateson. Cambridge, 1902.

ний Менделя в его опытах с горохом. Чрезвычайно интересно предисловие к этой книге, характеризующее состояние умов в биологии к началу XX века: «В изучении эволюции прогресс как бы остановился,— пишет Бэтсон,— более сильные, а, может быть, более мудрые покинули это поле науки и направились к другим исследованиям, где жатва казалась более обильной и урожай давался быстрее. Из немногих оставшихся на этом поле кое-кто пробирается через джунгли явлений, большинство же почило на великих достижениях Дарвина, сделанных уже давно».

«Таково было положение, когда два года тому назад неожиданно выяснилось, что неизвестный человек, по имени Грегор Иоганн Мендель, один, оторванный от всего мира, и даже тогда, когда работал Дарвин, проложил новый путь. Это не метафора, это простой факт, и каждый из нас имеет ныне в своем распоряжении ключ Менделя. Куда поведет он, нам еще трудно сказать».

Учение Менделя берется в штыки представителями биометрической школы во главе с Карлом Пирсоном, высмеивающим с присущим ему остроумием теорию единиц наследственности (unit characters). Его соратником активно выступает зоолог Уэлдон.

Еще в 1914 г. автору этих строк пришлось быть в Лондоне на одном из вечеров в знаменитом Королевском институте, где Карл Пирсон демонстрировал пятнистых собачек и их потомство, выявлявших сложную картину расщепления, пытаясь при этом высмеять учение Менделя и его последователей. Многие из нас помнят еще, как на лекциях 1909—1911 гг. наши уважаемые учителя, крупные исследователи, излагая основы наследственности, пытались ограничить приложение законов Менделя.

Факты, однако, приводят ботаников и зоологов к признанию законов Менделя как основы учения о наследственности. На тысячах растительных и животных объектов, включая человека, утверждаются закономерности установленные Менделем.

Естественно, что с развитием экспериментальных работ по гибридизации обнаруживаются сложные явления в отличие от простых классических примеров расщепления у гороха. Но и они при тщательном анализе подтверждают всеобщую приложимость законов Менделя.

Особенно крупное достижение в развитии учения Менделя представляет разработка наследственности полимерных признаков шведским генетиком-селекционером Нильсоном-Эле, устанавливающим обусловленность таких признаков многими однозначными генами. Так, например, определенно выясняется обусловленность рядом однознач-

ных генов таких признаков, как окраска зерна у пшеницы, иммунитет к ржавчине у пшеницы, холодостойкость сортов, количество сахара у сахарной свеклы и т. д.

Исследования последних трех десятилетий показывают, что: 1) наследственные зачатки, по современной терминологии — гены, представляют собой определенные, относительно устойчивые единицы наследственности; 2) гены как носители наследственных особенностей находятся в хромосомах клеточного ядра; 3) гены расположены в хромосомах в определенном порядке; 4) гены передаются из поколения в поколение; 5) установлена связь определенных генов с выявлением различных морфологических и физиологических особенностей индивидуумов. Гены различают по их внешнему проявлению (по фенотипу) в условиях определенной среды. Отличают гены, вызывающие определенные признаки: гены-возбудители, гены-тормозители, задерживающие проявление признаков, гены интенсивности, гены-модификаторы, которые сами по себе не оказывают особого действия, но совместно с другими генами заметно изменяют действие, производимое последними. Отличают гены однозначные, обусловливающие полимерные признаки, гены основные, гены распределения, например, в отношении пигментов, гены, определяющие пол (у ряда организмов найдены целые хромосомы, определяющие пол). Установлена большая группа так называемых летальных (смертоносных) генов, присутствие которых определяет нежизненность особей. Выявлены гены, обусловливающие множественность действия (плейотропия), затрагивающие в большей или меньшей степени разные признаки особей (фенотипа), и, обратно, устанавливаются факты, когда признак организма зависит от многих генов.

Наиболее замечательным этапом в развитии учения о наследственности в последние два десятилетия является хромосомная теория наследственности, установленная Морганом, по которой гены — «наследственные зачатки» — локализуются определенно в хромосомах, и, более того, гены расположены в хромосомах в линейном порядке. В соответствии с расположением генов в определенном числе хромосом устанавливаются группы сцепления генов; число сцеплений генов соответствует числу хромосом. Эта теория основана на колоссальном фактическом материале, полученном на классическом объекте — плодовой мушке-дрозофиле.

Исследования Моргана фиксируют внимание биологов на хромосомах как носителях наследственности, на явлениях групповой связности признаков, особенно явственных на признаках пола. У дрозофилы с ее четырьмя хромосомами явления сцепления выявляются особенно ясно.

В других случаях, как, например, у мягкой пшеницы (гаплоидное число хромосом 21), когда имеются большие числа хромосом, перегруппировка признаков обычно идет по типу гороха, т. е. признаки в большинстве случаев свободно комбинируются по законам вероятности, согласно классическим опытам Менделя.

Экспериментальная разработка явлений гибридизации на самых разнообразных объектах приводит к установлению ряда закономерностей и к широчайшему обобщению их. Так вырастает экспериментальное учение о наследственности и изменчивости — генетика. Значительная часть содержания генетики как науки определяется изучением наследственного состава организмов методом скрещивания и детального изучения потомства. Эта часть генетики ведет начало от Менделя и получила название менделизма. Часто она называется также факториальной генетикой, ибо ее задача — установить гены — наследственные факторы, обусловливающие те или другие свойства организмов.

Развитие менделизма приводит биологов к корпускулярной теории наследственности. Так же как в физике понятие вещества связуется с молекулами, атомами и электронами, так в современной биологии исследователь пришел к локализации наследственных зачатков — генов — сначала в хромосомах, а дальше в мельчайших частях хромосом, размером не свыше $^1/_{10}$ микрона. Замечательные открытия, сделанные в 1933 и 1934 гг. Пейнтером, Меллером и другими исследователями, опыты с транслокацией отдельных участков хромосом при помощи рентгеновых лучей, вызывание так называемых разломов хромосом подводят нас к материалистическому пониманию наследственности, к сопоставлению поведения признаков (внешнего выявления наследственных зачатков) с тончайшими изменениями в физической структуре отдельных участков хромосом. Блестяще подтвердился основной вывод школы Моргана о линейном расположении генов вдоль хромосом. В слюнных железах насекомого цитолог увидел под микроскопом тончайшие детали строения хромосом в виде сотен дисков, включающих в себе гены.

Наряду с генетическими исследованиями, охватившими сотни генов, исследователь подошел к точной локализации генов в дисках хромосом, к определению размеров генов. Применение кварцевых объективов в ультрафиолетовом свете позволяет фотографировать отдельные участки хромосом, дифференцировать еще дальше диски, и, таким образом, устанавливать участки, вероятно, включающие отдельные гены или, во всяком случае, немногие гены *.

* Эти факты сообщены проф. Меллером в докладе 21 декабря 1934 г. на сессии Академии наук СССР.

Новейшими исследованиями генетиков и цитологов воочию доказана прерывчатость (дискретность) наследственного вещества, наличие «отдельностей» в хромосомах. В то же время, как это можно было предвидеть в свете диалектического материализма, наряду с прерывчатостью в хромосомах, обнаружились явные связи, взаимоотношения генов, различия внешнего выявления признаков и поведения генов в зависимости от положения гена в хромосоме (position effect, т. е. эффекта в зависимости от положения гена в хромосоме). Другими словами, наряду с прерывчатостью констатирована непрерывность наследственного вещества. Обусловливающая наследственность материя связана воедино не механически, но представляет собой органическую систему, в которой весьма важную роль играют взаимосвязи между «отдельностями», т. е. генами или группами генов.

Современные генетики и цитологи все больше и больше приближаются к материалистическому познанию наследственности. Каждый год отмечает все бо́льшие завоевания в этой области. Механистичность учения Менделя в его первоначальном подходе, утрированное представление некоторых менделистов (как, например, Бларингема) об организме как о мозаике признаков, широко распространенное среди селекционеров, заменяется диалектическим пониманием наследственности как процесса. Явления прерывчатости в наследственности, т. е. кажущаяся мозаичность, увязываются в то же время с непрерывностью, связанностью, взаимной обусловленностью генов, а тем самым и признаков. Отдельные признаки начинают рассматриваться как обусловленные определенными генами и в то же время совокупностью генов, «генной средой», а равно и спецификой внешней для организма среды.

Рядом исследователей устанавливается и мутабильность самих генов, что с великим мастерством было доказано школой Моргана и в особенности экспериментальными работами Моргана, Меллера и др.

Материализация генов, учение об их локализации в хромосомах, возможность создания карт распределения генов в хромосомах, мутабильность генов дали новый могучий импульс экспериментальной работе. И тем не менее все современное учение о наследственности покоится в основном на открытиях Менделя и представляет по существу дальнейшее развитие его учения.

Исследования, в особенности в области отдаленной гибридизации, вскрывают новые усложнения, связанные с отсутствием конъюгации хромосом различных видов, с нежизненностью гамет и зигот, с бесплодием гибридов. Исследователь находит, однако, блестящий выход и в преодолении бесплодия гибридов. Разрабатываются замечательные методы восстановления плодовитости гибридов путем удвоения

хромосомального аппарата. Но этот раздел учения о наследственности при отдаленной гибридизации составляет особую главу, не опровергающую менделизм, а дополняющую его.

* * *

Учение Менделя и его дальнейшее развитие представляет одну из блестящих глав в современной биологии. Остававшееся почти полвека в тени, это учение в новых условиях осветило и продолжает освещать огромную область фактов; оно стимулировало беспредельное накопление фактического материала в биологии, в то же время оно привело к крупнейшим обобщениям, одинаково затрагивающим как растительные, так и животные организмы, в том числе и человека.

Можно с полным правом объективно утверждать, что одним из наиболее активных разделов в биологии за последние три десятилетия была генетика, и исторически возникновение генетики неизбежно связывается с именем Менделя. Установление закономерностей в процессах наследственности подвело научную основу и под выведение новых сортов растений и пород сельскохозяйственных животных.

«Когда-то,— пишет Корренс в своей интересной книге „Новые законы о наследственности",— астролог пытался путем сложных махинаций проникать в судьбу новорожденного, составляя по расположению планет в час рождения гороскоп. Еще Меланхтон верил в эти предсказания, и Кеплер производил полагающиеся в таких случаях вычисления. Мы уже давно знаем, что все это было суеверием. Однако в настоящее время биолог вступает на путь, который сможет привести нас снова к составлению гороскопа».

Владея ключом к разгадке явлений наследственности, можно заранее предсказать, каково будет потомство от скрещивания двух различных родителей; с большой вероятностью можно указать, какая часть потомства будет с теми или другими признаками. Практически, исходя из положений менделизма, селекционер ныне с успехом может комбинировать одни признаки с другими, получать новые устойчивые сочетания свойств, создавая произвольно путем скрещивания константные формы, сорта с новыми признаками.

Установление законов Менделя *явилось поворотным моментом в истории селекции животных и растений.* До 1900 г. селекция носила сугубо эмпирический характер. С этого года она получает научную основу.

Нильсон-Эле в Швеции на Свалефской станции впервые блестяще применяет учение Менделя к селекции пшеницы, устанавливая подчи-

ненность многих признаков, в том числе физиологических, законам Менделя. Учение о наследственности дало возможность ускорить селекционный процесс, сделать селекционную работу осмысленной, научной.

Кембриджский селекционер Биффен, ученик Бэтсона, устанавливает вскоре после открытия законов Менделя применимость их к наследственности иммунитета растений к различным заболеваниям у хлебных злаков, а также применимость законов Менделя к унаследованию хлебопекарных и мукомольных качеств и ко множеству морфологических признаков у пшеницы и ячменя.

Немецкий ботаник Эрвин Баур с поразительной ясностью разрабатывает основные положения менделизма на львином зеве, подтвердив как установления самого Менделя, так и в значительной мере развив их дальше на конкретных примерах.

Школа американского генетика Эмерсона применяет менделизм к кукурузе, устанавливая систему генов, определяющих генотип этого растения. Так же, как и для дрозофилы, для кукурузы ныне составлены карты распределения генов в 10 хромосомах, свойственных этому растению.

Зоотехники устанавливают полную применимость законов Менделя к племенному животноводству. На самых разнообразных объектах, в отношении самых разнообразных признаков, включительно до молочности скота, яйценоскости кур, качества шерсти устанавливается приложимость законов Менделя. Менделизм пронизывает практическую работу селекционера, расширяя горизонты селекции растений и животных. Так вырастает последовательно селекция как научная дисциплина.

* * *

Маленькая книжка Менделя является, бесспорно, одной из замечательнейших биологических работ, на которой должен учиться каждый биолог, каждый селекционер и исследователь. Она ценна для нас как блестящий метод исследования важнейшего явления жизни — наследственности.

Менделизм и селекция в увязке с близкими к ним дисциплинами с каждым годом все больше и больше подводят биолога к сознательному управлению организмом растения и животного. Учение Менделя положило начало новой эпохе экспериментального овладения наследственностью организмов.

Б. Л. Астауров

К СТОЛЕТИЮ ОТКРЫТИЯ ОСНОВНЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ *

Минуло 100 лет с того времени, когда Грегор Мендель выступил на заседаниях Брюннского Общества Естествоиспытателей 8 февраля и 8 марта 1865 г. и доложил о результатах своих точных восьмилетних опытов по наследованию признаков при скрещивании разнообразных сортов огородного гороха.

В следующем году ясный, подчас поистине пророческий анализ этих опытов был опубликован под названием «Опыты над растительными гибридами» в мало кому известных «Записках» того же Брюннского Общества Естествоиспытателей за 1865 г.

В августе текущего года в г. Брно, где жил и работал скромный учитель физики и естествознания, священник августинского монастыря Грегор Мендель, биологи всего мира празднуют 100-летний юбилей этих внешне неприметных событий как первую решающую победу науки в познании таинственных законов наследственности. В ознаменование этой торжественной даты выпускается и настоящее юбилейное издание трудов Грегора Менделя.

Судьба классической работы Менделя превратна и не чужда драматизма. Хотя им были обнаружены, ясно проанализированы и в значительной мере объяснены весьма общие закономерности наследственности, биология того времени еще не доросла до осознания их фунда-

---

* Вступительное слово председателя секции генетики Московского Общества испытателей природы на торжественном заседании Общества 9 марта 1965 г., посвященном 100-летнему юбилею классической работы Грегора Менделя. Печатается с незначительными авторскими изменениями.

ментальности. Сам Мендель с удивительной проницательностью предвосхитил всеобщность обнаруженных на горохе закономерностей и получил некоторые доказательства их применимости к нескольким другим растениям (трем видам фасоли, двум видам левкоя, кукурузе и ночной красавице). Однако его настойчивые попытки приложить найденные закономерности к скрещиванию многочисленных разновидностей и видов ястребинки не оправдали надежд и потерпели полное фиаско. Насколько удачен был выбор первого объекта (гороха), настолько же неудачен второй. Только много позднее, уже в нашем веке, стало понятно, что своеобразные картины наследования признаков у ястребинки являются исключением, лишь подтверждающим правило. Во времена Менделя никто не мог подозревать, что предпринятые им скрещивания разновидностей ястребинки фактически не происходили, так как это растение размножается без опыления и оплодотворения, девственным путем, посредством так называемой апогамии. Неудача кропотливых и напряженных опытов, вызвавших почти полную потерю зрения, обременительные обязанности прелата и преклонные годы вынудили его прекратить любимые исследования.

Прошло еще несколько лет, и Грегор Мендель ушел из жизни (1884 г.), не предчувствуя, какие страсти будут бушевать вокруг его имени и какой славой оно в конце концов будет овеяно. Прекрасный памятник, стоящий теперь в городе, где он жил и трудился, был воздвигнут на средства, собранные учеными лишь в 1910 году. 35 лет его труд пролежал почти никем не замеченный. Лишь три ботаника — Гофман (H. Hoffmann, 1869), И. Ф. Шмальгаузен (1874) и Фокке (W. Focke, 1881) — упомянули о нем за это время в печати. Достойно внимания, что с наибольшим пониманием и полнотой сущность работы была изложена в диссертации «О растительных помесях» (1874) нашим соотечественником, ботаником И. Ф. Шмальгаузеном, отцом выдающегося зоолога-эволюциониста И. И. Шмальгаузена.

Пока творения Менделя покрывались архивной пылью, быстрый прогресс биологии подготовил ее для восприятия опередивших свой век открытий, столь необходимых для понимания загадочных закономерностей наследственности.

Победно шествующему дарвинизму для полноты материалистической теории эволюции больше всего не хватало знаний о материале, с которым оперирует естественный и искусственный отбор,— т. е. о наследственных изменениях и законах их передачи потомству.

С другой стороны, в результате интенсивного накопления сведений о клетке, ядре, хромосомах, их делении, распределении хромосом по

половым клеткам и их сочетании в процессе оплодотворения была создана почти законченная картина живых материальных структур и процессов, лежащих в основе «менделирования» наследственных «задатков» и простых числовых соотношений при расщеплении зависящих от них признаков.

Неудивительно, что на рубеже двух столетий труд Грегора Менделя был внезапно воскрешен из небытия: три выдающихся ботаника в трех странах — Карл Корренс в Германии, Гуго де Фриз в Голландии и Эрих Чермак в Австрии — независимо и одновременно обнаружили в своих опытах ранее открытые Менделем закономерности (C. Correns, 1900; H. de Vries, 1900; E. Tschermak, 1900). По ссылкам в капитальной сводке В. Фоке «Растительные помеси» они натолкнулись и на работу Менделя, поразительно совпадавшую с наблюдавшимися ими явлениями. В 1900 г. все трое опубликовали свои «переоткрытия» менделевских закономерностей и самой работы Менделя. Предложенным ранее объяснениям явлений наследственности,— временной гипотезе пангенезиса и геммулам Чарлза Дарвина, построениям Карла Нэгели с его идиоплазмой и мицеллами, биофорам, идам и идантам Августа Вейсмана и тому подобным умозрительным теориям, весьма остроумным, стройным и логичным, а порою во многом пророческим, но чисто спекулятивным или интуитивным, пришлось уступить дорогу неукоснительным выводам, вытекающим из прямого и строгого опыта.

1900-й год стал официальной датой подлинного рождения современной генетики как точной экспериментальной науки о явлениях наследственности и изменчивости.

Что же является непроходящей заслугой Менделя?

Нередко говорят об открытых им законах, хотя сам Мендель, ясно описанные им закономерности законами не называл, и они были сформулированы в виде законов, или более скромно,— правил — его последователями.

Таковы:

первый закон единообразия гибридов первого поколения, или правило преобладания одного из родительских признаков, названного доминантным (A) над другим — рецессивным (a);

второй закон расщепления гибридов во втором поколении на сходные с родительскими формами группы в отношении $3A : 1a$; и

третий закон независимого расщепления и случайного комбинирования признаков в тех случаях, когда родители разнятся по двум или более парам альтернативных наследственных особенностей.

Нет сомнения, что эти закономерности очень широко распространены и весьма значительны. Они могут быть сформулированы и в более общем виде, как это было сделано, например, в отношении их математического выражения Д. Д. Ромашовым *. Тем не менее, они не являются всеобщими законами, да и правилами их следует называть, лишь ограничив некоторыми условиями, в частности, применительно к определенным, правда, очень многочисленным и важным организмам — к диплоидным растениям и животным.

У организмов с иной генетической структурой (например, у полиплоидов, имеющих не два, а большее число хромосомных наборов) или же при иных способах размножения, чем обычное половое (при вегетативном, девственном, партеногенетическом или андрогенетическом), закономерности наследственности проявляются в иных конкретных формах и дают иные числовые соотношения при расщеплении родительских признаков. Однако это лишь другие частные случаи проявления тех же общих основ, на которых покоятся менделевские закономерности и их легко предсказать и рассчитать.

Более глубокое значение имеет поэтому то, что Мендель ясно показал наличие элементарных признаков, наследующихся как обособленные единицы, и связь этих признаков с дискретными и устойчивыми, передающимися через половые клетки материальными структурами — наследственными задатками, или факторами (теперь мы называем их генами). Это открытие имеет действительно всеобщее значение, и под его знаком шло все развитие современной генетики. Одна из важных его сторон состоит в том, что «задатки» двух контрастирующих признаков, полученные гибридом от своих неодинаковых родителей, как показал это Мендель, распределяются поровну между половыми клетками гибрида, никогда не попадая оба в одну гамету, не сливаясь, не разбавляясь и не смешиваясь. Эта «чистота гамет» (так назвал это явление крупный английский генетик-менделист В. Бэтсон **), правда, свойственна не всем организмам, а только тем бесчисленным живым существам, чьи гаметы гаплоидны,

* Д. Д. Ромашов. Математическое выражение законов Менделя.— Журнал экспериментальной биологии, сер. А, 1, вып. 3—4, 177—190, 1925.

** W. Bateson. Mendels principles of heredity. Cambridge, 1909.

т. е. получают только один набор хромосом и генов. Однако она имеет ключевое значение для понимания закономерностей распределения наследственных задатков и расщепления признаков в потомстве при половом размножении и тем самым для расшифровки механизмов наследственности и прежде всего самих законов Менделя. Наконец, Мендель в классической форме продемонстрировал способы гибридологического анализа наследственной передачи свойств и в почти законченном виде дал математическую символику, отвечающую потребностям такого анализа.

Другими словами, Мендель обнажил самую сущность наследственности, продемонстрировал некоторые из ее наиболее типичных и важных закономерностей и дал для изучения последних самые простые и необходимые методы.

Познавательный потенциал этого научного вклада в область самых животрепещущих проблем биологии был огромен и дал толчок по меньшей мере полувековому развитию генетики. На другой же год после переоткрытия законов Менделя стало ясным, что менделевские закономерности приложимы не только к растениям, но и к животным, что они четко проявляются, например, у кур и мышей. Вскоре эти закономерности обнаружились у самых разнообразных живых существ и сам человек не остался среди них исключением.

Почти мгновенно возникло мощное научное течение — менделизм. Как нередко бывает при открытии новой богатой «жилы» научных фактов, не всё, однако, было сразу трезво оценено. С одной стороны, появились увлечения и крайности моды, порой превращающие менделизм в «мендельянство» (выражение К. А. Тимирязева), представители которого, как провозвестники нового экспериментального направления, порою не были чужды известного пренебрежения к традиционным направлениям описательной биологии,— систематике, сравнительной морфологии, теории эволюции. С другой стороны, не было недостатка и в обратном,— в недооценке значения и возможностей нового направления, в предубеждении против его, казалось, упрощенно-математического, как бы абиологического, подхода к сложнейшим проявлениям жизни. В конечном счете дело легко доходило до противопоставления менделизма дарвинизму, нелепого уже по одному тому, что предмет первого (наследственность) и второго (эволюционный процесс) при наличии тесной взаимосвязи, тем не менее далеко не совпадают.

Между тем, в речи «Чарлз Дарвин и полувековые итоги дарвинизма» (1909) К. А. Тимирязев в своей страстной пропаганде дарви-

низма, сам грешивший известным предубеждением по отношению к менделизму, тем не менее справедливо подчеркнул, что менделизм «...устраняет самое опасное возражение, которое, по словам самого Дарвина, когда-либо было сделано его теории». Он имел при этом в виду, что менделизм лишил силы возражение Дженкинса, утверждавшего, что скрещивания должны приводить к нивелировке и «заболачиванию» наследственных уклонений, сводя на нет роль отбора. «Самым важным результатом в этом смысле,— говорит К. А. Тимирязев,— является, конечно, тот факт, что признаки не сливаются, не складываются и не делятся, не стремятся стушеваться, а сохраняются неизменными, распределяясь между различными потомками. Кошмар Дженкинса, испортивший столько крови Дарвину, рассеивается без следа», и далее: «В итоге, менделизм, поскольку он оправдывается, служит только поддержкой дарвинизму, устраняя одно из самых важных возражений когда-либо выдвинутых против него. Отсюда ясно, что никакого препятствия на пути дарвинизма он не выдвигает и тем менее может быть рассматриваем как нечто идущее ему на смену» *.

В наши дни органический синтез менделизма и дарвинизма совершенно очевиден, и ниже мы отметим особые заслуги в их объединении, принадлежащие нашей отечественной генетике. Современные представления о наследственности, выросшие на основе менделизма, составляют теперь такой же неотъемлемый элемент материалистической эволюционной теории, как и дарвиновский принцип отбора приспособлений к условиям окружающей среды.

От стоящей на рубеже XX века вехи — переоткрытия менделевских закономерностей — к генетике наших дней ведет прямой путь. Каждая крупная веха на этом пути, уточняя пределы применимости менделевских закономерностей, всякий раз знаменует одновременно и вящее утверждение принципиальных основ менделизма и их переход на новый уровень глубины.

Первой такой вехой явилось рождение цитогенетики. Цитоэмбриологические исследования Бовери ** дали ясные доказательства индивидуальности и дифференциальной роли хромосом в процессах наследственной передачи и осуществления признаков. С другой стороны, глубокий теоретический анализ цитолога Сэттона *** с неотразимой убедительностью показал, что менделевские закономер-

* К. А. Тимирязев. Чарльз Дарвин и его учение, ч. 1, стр. 178, М., 1919.

** Th. Boveri. Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. Phys.-Med. Geselsch. Würzburg, N. F., 35, 1902.

*** W. S. Sutton. The chromosomes in heredity. Biol. bull., 4, 231—251, 1903.

ности наследования признаков совершенно параллельны и в точности соответствуют закономерностям наследования хромосом при образовании половых клеток и при оплодотворении. Вскоре «гипотеза Сэттона — Бовери», провозгласившая хромосомы материальным носителем менделевских наследственных задатков, получила бесчисленные подтверждения и превратилась из гипотезы в научный факт. Гибридологический анализ, порою выглядевший абстрактно-математическим, обрел тем самым конкретную материальную базу в клеточных структурах и процессах. Начиная от этой вехи, генетика и цитология пошли рука об руку, породив современную цитогенетику.

Вторая крупная веха отмечает доработку основных положений хромосомной теории наследственности, сначала в осуществленных на дрозофиле исследованиях школы Т. Г. Моргана (в основном 1909—1917 гг.), а затем на множестве объектов и во всем мире *. Исключения из третьего закона Менделя, обнаруженные в форме сцепления некоторых признаков вместо их случайного комбинирования, получили здесь объяснение в локализации «сцепленных» генов в одной и той же хромосоме. Случаи неполного сцепления привели к открытию перекрестного обмена гомологичных хромосом своими частями, и дали строгие доказательства теории линейного расположения генов в хромосомах. Это открыло возможность построения хромосомных карт, вскоре воочию увиденных и подтвержденных непосредственно под микроскопом на гигантских хромосомах клеток слюнных желез дрозофилы. Третий менделевский закон был ограничен, но основные положения менделизма конкретизировались на уровне ядерных структур.

Хотя переоткрытие менделевских закономерностей и поступательное развитие генетики за рубежом оказали немалое влияние на научную мысль дореволюционной России, быстрый прогресс исследований по проблемам наследственности в нашей стране в основном относится уже к советскому периоду. Здесь можно было бы назвать немало достойных имен ученых, способствовавших успешному развитию отечественной генетики, как в области теории, так и в сфере ее применения в практике сельского хозяйства и медицины. Однако едва ли найдется среди этих имен хотя бы одно, которое так или иначе не оказалось

* T. H. Morgan. The physical basis of heredity. Philadelphia, 1919.

Т. Г. Морган. Структурные основы наследственности. Перевод под ред. проф. В. Н. Лебедева. М., 1924.

Избранные работы по генетике. Перевод под ред. и с вводной статьей акад. Н. И. Вавилова. М., 1937.

связанным со школами ныне уже ушедших от нас наших учителей, виднейших биологов нашей страны,— Н. И. Вавилова, Н. К. Кольцова, А. С. Серебровского, Ю. А. Филипченко и С. С. Четверикова. С их именами связано появление в нашей стране наиболее активных и прогрессивных направлений экспериментальной биологии из числа тех, которые уже ранее наметились на переднем крае мировой науки.

Они внесли много нового, наметили дальнейшие вехи, предвосхитившие или предопределившие зарождение магистральных путей, ведущих к новым областям современной генетики.

Одной из таких пролагающих новые пути вех явился выход в свет в 1926 г. классической работы С. С. Четверикова «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» *. Появление этого теоретического исследования, обоснованного экспериментальными данными, полученными непосредственными учениками С. С. Четверикова, ознаменовало подлинный синтез дарвинизма и менделизма.

Развитые и фактически обоснованные в этих работах идеи о закономерностях и формах участия менделевских дискретных наследственных единиц в процессах естественного отбора и видообразования положили начало и вместе с работами Фишера ** и Райта *** легли в основу быстро начавшейся развиваться во всем мире современной популяционной или эволюционной генетики.

Другим глубоким обобщением явилась речь Н. К. Кольцова «Физико-химические основы морфологии», произнесенная почти в то же время на торжественном собрании III Всесоюзного съезда зоологов, анатомов и гистологов в Ленинграде 12 декабря 1927 г. ****

К этому времени почти завершенные цитогенетические концепции хромосомной теории наследственности начали обогащаться физико-химическими и биохимическими подходами. Только что были сделаны кардинальной важности открытия, показавшие возможность изменения, казалось неуязвимых, наследственных структур с помощью физи-

* С. С. Четвериков. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. Журн. экспериментальной биологии, сер. А, **2**, вып. 1, 3—54; вып. 4, 237—240, 1926. Перепечатана в Бюлл. Моск. Об-ва испытателей природы, **70**, вып. 4, **34—75**, 1965. В 1961 г. опубликована также в английском переводе.

** R. A. Fisher. The genetical theory of natural selection. Oxford, 1930.

*** S. Wright. Evolution in Mendelian populations.— Genetics, **16**, **97—159**, 1931.

**** Н. К. Кольцов. Физико-химические основы морфологии.— Успехи экспериментальной биологии, **7**, вып. 1, 3—31, 1928. Перепечатано в кн.: Н. К. Кольцов. Организация клетки, М., 1936.

ко-химических воздействий, и зародилась целая новая область генетики, связанная с радиационным и химическим мутагенезом.

Уже было выяснено, что основу хромосом составляют нуклеопротеиды,— комплексы гигантских цепных молекул нуклеиновой кислоты и белков. Но задолго до этого в 1893 г. на съезде естествоиспытателей и врачей в Москве,— я цитирую теперь слова Н. К. Кольцова,— «химик проф. Колли, сопоставляя размеры головки сперматозоида, через которую потомству передается весь наследственный материал со стороны отца с вычисленными им размерами белковых молекул, пришел к выводу, что все наследственные особенности передаются через очень небольшое число молекул...», «что в головке сперматозоида может поместиться лишь немного белковых молекул — почти столько же, сколько хромосом, хотя он и избегал этого названия».

Анализируя в широком плане накопившиеся к 1927 г. данные цитологии, генетики и экспериментальной морфологии, Н. К. Кольцов развил гипотезу, согласно которой менделевские наследственные задатки суть звенья гигантских «наследственных молекул», воспроизводящихся при клеточных делениях, по тому же принципу, по которому в типографии с оригинального набора воспроизводятся матрицы. Передаваясь через половые клетки из поколения в поколение, точные копии «наследственных молекул» передают потомкам информацию, определяющую их морфофизиологические особенности *.

Понадобился, однако, длительный период развития биохимической генетики, зарождение и расцвет генетики микроорганизмов, прежде чем точный анализ смог проверить правильность этих гипотез, раскрыть истинную природу наследственных молекул, нарисовать картину их редупликации, понять взаимоотношения нуклеиновых кислот и белков и расшифровать код наследственной информации. Теперь мы знаем, что конкретные предположения Н. К. Кольцова о химической природе наследственных молекул и первых звеньях в реализации наследственной информации оказались во многом ошибочными. Кольцов считал, что в нуклеопротеидном комплексе основой наследственных задатков — наследственной матрицей — служат протеиды — высокополимерные молекулы белков. К некоторому удивлению биологов, впоследствии оказалось, что ведущая роль принадлежит здесь гораздо более простым соединениям, и код наследственной информации записан в той части

* Н. К. Кольцов. Наследственные молекулы. «Наука и жизнь», вып. 5—6, 1935. Перепечатано в кн.: Н. К. Кольцов. Организация клетки. М., 1936, 582—622, а также в Бюлл. Моск. Об-ва испытателей природы, отд. биол., **70**, вып. 4, стр. 76—105, 1965.

нуклеопротеидного комплекса, которая представлена дезоксирибонуклеиновой кислотой (ДНК). Однако в своей принципиальной основе идеи Кольцова оказались пророческими. Они предвосхитили появление новой области генетики, которая бурно развивается в наши дни. Эти идеи позволили глубоко проникнуть в структуру и функцию гена, ознаменовав новый этап на прямом пути от великих открытий Грегора Менделя к современной молекулярной биологии.

Третье направление в развитии генетики, выросшее из основ, заложенных Г. Менделем, связано в нашей стране с именем Н. И. Вавилова и с проблемами применения генетики в практике селекции и растениеводства. Хорошо известно, какая титаническая работа, не имевшая себе равной в мировой практике, была проделана Н. И. Вавиловым по созданию огромной мировой коллекции сортов и по организации селекционно-генетических исследований множества культурных растений. Как известно, в основе селекционной работы Н. И. Вавилова лежали его обобщения о горных «центрах мирового разнообразия сортов» и о «законе гомологических рядов наследственной изменчивости».

В прекрасном, сохраняющем и теперь все свое значение предисловии к выпущенному в 1935 г. изданию классических работ Г. Менделя, которое мы здесь вновь публикуем, сам Н. И. Вавилов ясно указал, какое значение видит он в трудах Г. Менделя для биологии и агрономии. «Установление законов Менделя,— пишет он,— явилось поворотным моментом в истории селекции животных и растений. До 1900 г. селекция носила сугубо эмпирический характер. С этого года она получает научную основу...» «Менделизм и селекция в увязке с близкими к ним дисциплинами с каждым годом все больше подводят биолога к сознательному управлению организмом растения и животного. Учение Менделя положило начало новой эпохе экспериментального овладения наследственностью организмов».

К сожалению, начавшемуся так успешно развитию генетики в дальнейшем суждено было испытать у нас серьезные трудности.

В настоящее время тяжелые последствия этого периода быстро изживаются, и мы имеем все основания считать, что генетика в нашей стране стоит на пороге возрождения, и, надо надеяться, нового подъема.

Во всем мире эта еще молодая наука переживает пору буйного расцвета. 100-летний юбилей первого открытия основных закономерностей генетика встречает полная жизненных сил и в блеске славы. За годы быстрого роста, прошедшие со времени переоткрытия менделевских закономерностей, она превратилась в огромную, разветвленную область, контактирующую со многими разделами как самой биологии, так и

других наук,— математики, физики и химии. За это время родились дочерние области генетики: цитогенетика, эволюционная генетика, физиологическая генетика, генетика развития, радиационная генетика, биохимическая генетика, микробиологическая генетика, генетика рака, генетика высшей нервной деятельности, молекулярная генетика и т. д.

Разрослись и подчас приобрели самостоятельное значение частные разделы генетики, охватывающие данные о наследственности отдельных видов микроорганизмов, растений и животных и среди них касающаяся ближе всего нас самих генетика человека и медицинская генетика.

Многое говорит за то, что тот период развития генетики, в течение которого познавалась природа наследственных задатков и механизмы их наследственной передачи, теперь подходит к завершению.

Есть признаки того, что в будущем центр тяжести интересов генетики переместится из области вопросов наследственной передачи, в разработке которых менделизм сыграл такую большую роль, в область проблем реализации наследственных задатков в процессах индивидуального развития.

Однако задача этой статьи не предугадывать будущее генетики, но оглянуться на 100-летний период ее развития. На всем протяжении этого необычайно плодотворного периода основополагающая работа Г. Менделя сохраняла значение краеугольного камня, непоколебимо лежащего в фундаменте всего здания современной генетики.

Можно не сомневаться, что она еще надолго сохранит это значение и впредь.

А. Е. Гайсинович

ГРЕГОР МЕНДЕЛЬ

(биографический очерк)

Мендель родился 20 или 22 июля 1822 г. в деревне Хайнцендорф в австрийской Моравии (ныне Хинчице в Чехословакии) в крестьянской семье смешанного немецко-славянского происхождения. Предки Менделя жили в этой деревне с начала XVII века. У его родителей, Антона (1789—1857 гг.) и Розины (урожденной Швиртлих? — 1862 г.), было трое детей, и Мендель был вторым по рождению и единственным мальчиком в семье. Светское имя Менделя — Иоганн. Отец Иоганна с детства привил сыну любовь к сельскому хозяйству и особенно к садоводству и пчеловодству.

Уже в деревенской школе обратили внимание на способности Менделя. В одиннадцатилетнем возрасте он был послан для продолжения учения в четырехклассное училище в ближайшем городке Лейпник (ныне Липник), а затем в 1834 г. в гимназию в г. Троппау (ныне г. Опава). Однако родителям с трудом удавалось обеспечить обучение и содержание сына, и, наконец, как пишет Мендель в своей краткой автобиографии, «в 1838 году в результате нескольких быстро следовавших друг за другом несчастных случаев его родители оказались совершенно не в состоянии покрывать необходимые расходы по обучению, и шестнадцатилетний гимназист попал в печальное положение,— самому заботиться о своем пропитании. Поэтому он посещал в этом году учебный курс для «кандидатов в учителя и частных учителей» в Главной Окружной школе г. Троппау, и после прохождения испытаний на получение удостоверения о пригодности «с наилучшими рекомендациями» ему удалось в результате изучения курса гумани-

тарных наук приобрести знания, позволившие обеспечить себе скромное существование» *.

В отношении упоминаемых Менделем несчастных случаев известно лишь, что отец его пострадал от упавшего ему на грудь бревна, после чего он долго болел и лишился трудоспособности. Сам Мендель в этом же году тяжело заболел и в течение большей части 1839 г. не посещал гимназии и возвратился домой. Тем не менее в 1840 г. Мендель окончил шесть классов гимназии.

В надежде получить право преподавания Мендель поступил в 1841 г. в философские классы при университете в г. Ольмюце (ныне г. Оломоуц). В программу этих классов входили, помимо гуманитарных и философских наук, математика и физика, предметы, которые всегда интересовали Менделя. Однако по окончании философских классов материальное положение Менделя не улучшилось, и, по собственному признанию, он почувствовал, что «дальше переносить подобное напряжение ему уже не под силу. Он оказался вынужденным поэтому занять положение, освобождающее от мучительных забот о пропитании. Его личные взаимоотношения определили выбор профессии» **. Говоря так, Мендель имел в виду преподавателей философских классов, среди которых было много духовных лиц. В частности, таковым был преподаватель физики, к которому Мендель и обратился за поддержкой. Именно этот преподаватель, тесно связанный в прошлом с монастырем августинского ордена в близлежащем городе Брюнне (ныне г. Брно), рекомендовал Менделя в послушники монастыря. В результате этой рекомендации Мендель, проделав необходимые формальности, в том числе представив согласие родителей, был пострижен в монахи Брюннского монастыря 9 октября 1843 г. Он получил новое имя — Грегор.

Католический монастырь св. Фомы ордена августинцев в Брюнне — городе, почти одинаково близко расположенном от двух культурных центров Австро-Венгрии — Вены и Праги — играл значительную роль в культурной жизни Брюнна и близлежащих городов. Это объясняется тем обстоятельством, что многие из послушников и духовенства монастыря, помимо религиозно-церковных обязанностей, имели самые разнообразные научные интересы, и вели преподавательскую работу не только в учебных заведениях Брюнна, но и окрестных городов. Среди

* Здесь и далее приводятся цитаты из краткой автобиографии Менделя 1850 года. Полностью она не опубликована. Цитирую ее по книге: H. Iltis. Gregor Iohann Mendel. Leben, Werk und Wirkung. Berlin, 1924, стр. 12—13.

** H. Iltis. Gregor Iohann Mendel. Leben, Werk und Wirkung. Berlin, 1924, стр. 18.

них были и специалисты в области естественных наук — математики, физики, минералогии, ботаники. Они были знатоками местной фауны и флоры, собирали минералы и гербарии и создали при монастыре ботанический сад, в котором культивировали местные редкие растения. Активное участие они принимали в собраниях Моравского общества сельского хозяйства, организованного в Брюнне, в «Трудах» которого помещались их работы.

В такой обстановке Менделю была предоставлена возможность не только продолжать образование, чтобы подготовиться к преподавательской деятельности, но и отдаваться любимым занятиям. Вот как сам Мендель описывает свою жизнь в монастыре: «Благодаря этому шагу * его материальное положение совершенно изменилось. Со столь необходимым для всех занятий благотворным благополучием физического существования вернулись к пишущему эти строки мужество и силы, и он принялся изучать с большим удовольствием и любовью установленные для испытательного года классические предметы. В свободные часы он возился с отданным в его распоряжение небольшим монастырским ботанико-минералогическим собранием. Его пристрастие к естествознанию становилось тем бо́льшим, чем бо́льшие возможности он получал с ним знакомиться. Хотя он был в этих занятиях лишен всякого словесного руководства, а путь автодидакта в этой науке особенно затруднителен и ведет к цели медленно, все же ему столь полюбилось с того времени изучение природы, что он не жалел никаких усилий для заполнения имевшихся у него пробелов путем самообразования и благодаря практическим советам опытных людей» **.

С 1845 по 1848 г. Мендель обучался в богословском училище при монастыре, где преподавались исключительно богословские дисциплины и многочисленные древневосточные языки. Однако, когда Мендель был возведен в 1847 г. в сан священника (каноника), он оказался непригодным для роли исповедника — общение с больными и умирающими подействовало на Менделя настолько угнетающе, что вызвало у него депрессивное состояние, вследствие чего он был навсегда освобожден от этих обязанностей. С тем большей радостью Мендель принял предложение заняться преподавательской деятельностью.

С 1849 г. Мендель был зачислен исполняющим обязанности учителя (Supplent) в гимназию в г. Цнайме (ныне г. Знаймо), небольшом го-

---

* Вступление в монастырь.— *А. Г.*

** H. Iltis. Gregor Iohann Mendel. Leben, Werk und Wirkung. Berlin, 1924, стр. 25—26.

родке к югу от Брюнна. Он преподавал математику и греческий язык в 3 и 4 классах этой гимназии. Однако, чтобы получить право занять постоянное место учителя, Менделю предстояло сдать сначала заочные письменные испытательные экзамены на право преподавания естественной истории и физики. Здесь его ждала неудача. Письменные ответы надо было дать на два вопроса, поставленные профессорами Венского университета,— один по физике, другой — по геологии. В то время как первый ответ удовлетворил профессора, второй ответ не понравился другому экзаменатору. Как считает биограф Менделя Гуго Ильтис, знакомившийся как с ответами Менделя, так и с письменными заключениями профессоров, отзыв второго профессора был явно необъективен и суров, что, быть может, объясняется антиклерикальными настроениями последнего. Между тем, интересно, что Мендель излагает в своей работе теорию Канта-Лапласа и считает ее «дающей легкое и достаточное объяснение почти всем относящимся к области геологии явлениям»; и он заканчивает свою работу по геологии утверждением, что «вулканические и нептунические преобразования не достигли еще своего конца и творческие силы Земли все еще деятельны. До тех пор, пока ее жар горит и атмосфера колышется, ее история творения еще не закончена» *. Подобные воззрения были, конечно, не вполне обычными для священнослужителя и явно противоречили библейским сказаниям.

Несмотря на неудовлетворительную оценку по геологии, Мендель был допущен к очным экзаменам в Венском университете, для чего он прибыл в Вену в конце 1850 г. Однако и на этот раз его постигла неудача. Если на вопрос по физике Мендель ответил правильно лишь частично, то по естественной истории (зоологии) его ответ был в целом неудовлетворителен. Все дело было очевидно в том, что Мендель не получил специального педагогического образования и приобрел свои знания самоучкой, по устаревшим книгам. Естественно, что Менделю было отказано в праве преподавать физику в прогимназии, но, принимая во внимание его настойчивость и старания, ему было разрешено пересдать экзамены через год.

Нетрудно себе представить настроения Менделя по возвращении в Брюнн. Однако его руководители по монастырю и коллеги по преподаванию продолжали верить в способности Менделя, и он привлекался к преподаванию каждый раз, когда это оказывалось необходимым. Более того, прелат монастыря решил послать Менделя учиться в Венский университет, чтобы восполнить пробелы в его образовании. Снаб-

* H. Iltis. Gregor Iohann Mendel. Leben, Werk und Wirkung. Berlin, 1924, стр. 37.

женный рекомендательными письмами и просьбами прелата, Мендель отправился 27 октября 1851 г. в Вену.

В течение четырех семестров (1851—1853 гг.) Мендель учился в Венском университете на правах вольнослушателя. Проживал он в одном из венских монастырей. За этот период Мендель прошел курс экспериментальной физики у профессора X. Допплера * и даже работал у него помощником ассистента, а также курсы по химии, зоологии, ботанике и палеонтологии. Ботанику преподавал выдающийся ученый Франц Унгер, один из первых цитологов, опровергавший ошибочную теорию Шлейдена о клеткообразовании **. Известно также, что Мендель интересовался в Вене энтомологией, посещал энтомологический отдел местного музея, где слушал лекции заведующего этим отделом известного ученого В. Коллара. В 1853 г. Мендель становится членом Зоолого-ботанического общества в Вене и выступает там со своим первым научным сообщением о вредителе редиса *Botys margaritalis*. Интересно отметить, что и в следующем 1854 г. Мендель направил в Общество через Коллара сообщение о вредителе гороха — жуке *Bruchus pisi*. Оба эти сообщения, опубликованные в Трудах Общества, являются, таким образом, первыми его научными работами.

Хотя о личной жизни Менделя во время пребывания его в Вене известно мало, но благодаря сохранившемуся «Свидетельству о местожительстве» Менделя, на котором ставились отметки полиции о всех выездах и въездах, можно точно установить, где проводил Мендель праздничные и отпускные дни. Обычно на это время он возвращался в Брюнн и лишь изредка ездил к родным в деревню, например по случаю свадьбы его младшей сестры. Из этого же источника мы узнаем о внешности Менделя. Он был среднего роста, коренастым сероглазым блондином с курчавыми волосами. Портрет, относящийся, вероятно, к этому периоду, по-видимому, верно передает его грубоватую, крестьянскую внешность (см. у Ильтиса, стр. 53).

Еще лучше его облик восстанавливают современники, ученики и знакомые. Вот как описывает Менделя по своим воспоминаниям один из них: «Еще теперь я его вижу перед собой, как он идет по Булочной улице, спускаясь к монастырю: среднего роста и широкоплечий,

* Известного в истории физики в качестве автора «принципа Допплера». Интересно отметить, что у него же Мендель сдавал экзамены по физике в 1850 г. во время столь неудачно окончившихся по вине другого экзаменатора, по зоологии, испытаний.

** См. З. С. Кацнельсон. Клеточная теория в ее историческом развитии. Л., 1963, стр. 175—176.

хорошо настроенный, с крупной головой и высоким лбом и золотыми очками на благожелательных, но проницательных голубых глазах. Почти всегда он носил штатское платье монастырского священника: цилиндр на голове, длинный, черный, обычно черезчур широкий сюртук и короткие брюки, заправленные в высокие жесткие сапоги» *.

Летом 1853 г. Мендель вернулся в Брюнн. С мая 1854 г. Мендель снова получает место помощника учителя в местном реальном училище, где преподает физику и природоведение. Это место он занимал в течение последующих 14 лет, оставив его лишь после избрания прелатом. По отзывам учеников и современников, Мендель был прекрасным педагогом и пользовался большой любовью учеников. Несмотря на это, Менделя снова постигает неудача, когда он в 1856 г. отправляется в Вену сдавать экзамены на звание учителя. Об обстоятельствах этого экзамена почти ничего неизвестно. Имеются лишь воспоминания одного современника, что Мендель вступил в спор с экзаменатором по ботанике и вернулся домой больным. Таким образом, Мендель так и оставался в звании «супплента», что не мешало ему пользоваться всеобщей любовью и признанием его коллег.

Помимо преподавательской работы, Мендель имел широкие научные интересы. Он систематически занимался метеорологией и, начиная с 1863 г., публиковал наблюдения над погодой. Однако основные его интересы сосредоточились на разведении растений и животных. По воспоминаниям современников, Мендель постоянно приносил со своих школьных и самостоятельных прогулок в окрестностях Брюнна редкие и необычные растения, которые он высаживал в своем небольшом монастырском садике. Особенно его интересовали расы и разновидности, различающиеся по окраске цветов. Он искал причины их возникновения. По-видимому, его не удовлетворяли обычные в то время объяснения, что причиной разнообразия культурных растений является их искусственное культивирование. Он говорит в своей работе: «часто высказывалось мнение, что устойчивость видов оказывается сильно поколебленной или совсем разрушается культивированием, и существует сильная склонность представлять развитие культурных форм неправильным и случайным» (наст. изд., стр. 37). Таким образом, Мендель предполагал, что существуют какие-то закономерности, определяющие разнообразие культурных форм. На эту мысль его могли натолкнуть и наблюдения на пчелах и мышах. С детства Мендель приобрел опыт

* H. Iltis. Gregor Iohann Mendel. Leben, Werk und Wirkung. Berlin, 1924, стр. 54.



Опытный садик Менделя во дворе монастыря в Брно. Слева — памятник, установленный в 1910 г., в глубине участка справа — мемориальная доска

в пчеловодстве, и нам известно, что он их усиленно разводил и изучал. Весьма возможно, как думает биограф Менделя Ильтис и особенно настаивает Зеркль *, что на него произвели большое впечатление опыты его соотечественника патера И. Дзирзона по скрещиванию итальянских и немецких пчел, на основании которых последний объявил в 1854 г., что трутни происходят из неоплодотворенных яиц и поэтому точно повторяют признаки матки, даже если она была оплодотворена трутнем

* C. Zirkle. Gregor Mendel and his precursors. Isis, 42, 1951, стр. 101—103.

другой породы, так что работницы обнаруживают гибридный характер. Однако, как известно, Мендель занялся гибридизацией пчел в конце своей жизни, после неудачных опытов с ястребинками. Что же касается мышей, то Мендель действительно разводил у себя дома белых и серых мышей и скрещивал между собой. Естественно, что он должен был наблюдать у них явления доминирования и расщепления. Но, как указывает Ильтис, Мендель вынужден был скрывать свои опыты скрещивания животных как «безнравственное» и суетное занятие для священнослужителя. Наконец, огромные преимущества в отношении разнообразия сортов, легкости произвольного скрещивания и численности потомства у культурных растений должны были в конце концов привести Менделя к решению сосредоточиться в своих опытах на последних.

Он пишет в своей статье 1866 г.: «поводом к постановке обсуждаемых здесь опытов послужили искусственные оплодотворения, произведенные у декоративных растений с целью получить новые разновидности по окраске». Но это был исходный интерес, который сразу же сменился другим, более глубоким: «поразительная закономерность, с которой всегда повторялись одни и те же гибридные формы при оплодотворении между двумя одинаковыми видами, дала толчок к дальнейшим опытам, задачей которых было проследить развитие гибридов в их потомках».

Как сообщает Мендель в письме к К. Нэгели, свои опыты над расами гороха он начал в 1856 г. и проводил их по 1863 г. Однако в соответствии со строго продуманным планом он еще в 1854 г. подверг приобретенные им сорта гороха контрольному испытанию на их чистоту и константность. Нет необходимости излагать во всех подробностях план его исследований и результаты, к которым он пришел. Они изложены им самим и разъяснены в статьях и комментариях в настоящем издании *. Важно отметить лишь поразительную продуманность их и огромный труд, на них затраченный. Все садовые работы, связанные с опытами, Мендель выполнял сам на небольшом участке размерами 35 на 7 метров.

Мендель закончил в 1863 г. обширные опыты над 34 сортами гороха, среди которых он выбрал семь «константно-различающихся» пар признаков резко очерченного морфологического характера. В своих опы-

* См. также А. Е. Гайсинович. Грегор Мендель и его предшественники. (В кн.: О. Сажрэ, Ш. Нодэн, Г. Мендель. Избранные работы о растительных гибридах. М., 1935). В настоящее время готовится отдельное издание этой работы.

тах он получил более 10 000 гибридов. Было большой удачей для Менделя и для истории науки, что он сознательно ограничил свои исследования этими признаками, так как такие количественные признаки, как время цветения и интенсивность окраски цветов, а также другие виды и разновидности растений оказались не так легко поддающимися изучению. Между тем, ему было понятно, «что полученный результат нелегко согласовать с нынешним состоянием науки, и что в этих условиях опубликование одного изолированного эксперимента вдвойне рискованно как для экспериментатора, так и для вопроса, им защищаемого. Мои усилия были направлены прежде всего на то, чтобы сделанные на Pisum наблюдения проверить опытами с другими растениями. При еще большем числе скрещиваний, предпринятых в 1863 и 1864 гг., я убедился, что нелегко найти растения, которые пригодны для обширного ряда опытов и что в неблагоприятном случае могут пройти годы для достижения желаемого результата» (из письма к Нэгели от 18.IV. 1867 г.).

Исходя из этих соображений, Мендель решил отдать на суд других свои результаты, полученные на горохе. За это говорило и внутреннее убеждение Менделя в истинности и доказательной силе его опытов. Но, к сожалению, Мендель не был профессиональным ученым, а его друзья были дилетантами. Среди них были, бесспорно, образованные и одаренные люди. Естественно, что он обратился прежде всего к ним. К тому же незадолго до окончания опытов Менделя в 1862 г. в Брюнне было организовано новое научное Общество естествоиспытателей. Его организовала группа преподавателей учебных заведений и любителей из числа местной интеллигенции. Наиболее выдающимися и деятельными членами нового общества были: А. Завадский, бывший профессор физики Лембергского (Львовского) университета, получивший понижение за либеральность и переведенный в 1854 г. в преподаватели Брюннского реального училища; А. Маковский — член правления общества, преподаватель технического училища, постоянный докладчик на заседаниях общества по вопросам геологии, минералогии, метеорологии, энтомологии и другим вопросам: так, им был сделан доклад о «Дарвиновой теории органического творения», где он выступал отнюдь не противником дарвинизма; А. Оборный — коллега Менделя по реальному училищу, знаток местной флоры и автор вышедшей позже книги «Флора Моравии и австрийской Силезии»; Я. Навэ — товарищ Менделя по университетским годам в Вене, знаток водорослей Моравии; К. Таймер — неоднократно сообщавший о дикорастущих гибридах; и, наконец, один из основателей Общества и секретарь его, Г. Ниссль, чрезвычайно разносторонний и талантливый человек, интересовавшийся также бо-

таникой и изучавший низшие грибы. Все они и многие другие члены Общества совершали многочисленные экскурсии в окрестностях Брюнна, во время которых находили редкие растения и дикорастущие гибриды, о чем регулярно сообщали на заседаниях и демонстрировали находки. Таким образом, ботанические вопросы занимали в Обществе значительное место. Но, конечно, это были в основном флористические интересы.

Мендель решил выступить с докладом на заседании Общества о результатах своих опытов на Pisum. Со свойственной ему скрупулезностью он составил «краткий конспект доклада», который тем не менее пришлось разбить на два доклада, прочитанные им 8 февраля и 8 марта 1865 г. Присутствовало на докладах, по-видимому, не более 40 человек. Естественно, Мендель ожидал услышать мнение присутствующих, его друзей. Но, как гласит протокол, не было задано вопросов, не было обсуждения. Можно вполне понять, что сложный доклад, в котором совершенно неожиданно ботаника сочеталась с математикой, в столь непривычной тогда форме, с трудом мог быть понят, а тем более принят. Недаром Мендель пишет в том же письме к Нэгели: «Я столкнулся с разноречивыми мнениями». Очевидно, эти мнения были высказаны уже после докладов, после настойчивых вопросов Менделя.

Известную роль в непонимании и сдержанности, с которой был встречен доклад Менделя, могла сыграть всеобщая направленность интересов к проблеме происхождения видов, которую вызвало появление раньше всего книги Дарвина (1859). Да и у всех предшественников Менделя — Кёльрейтера, Гэртнера, Годрона, Вихуры — речь шла о видах и о межвидовых скрещиваниях, о гибридизации как критерии вида и разновидности и т. д. А Мендель сознательно отказался от межвидовых скрещиваний и провел исследование на сортах культурного растения. Это принижало в глазах современников значимость его результатов, их универсальность, наконец, их убедительность.

Однако, каково бы ни было мнение членов Общества, все же, к счастью, они решили опубликовать доклад. «Когда в прошлом (1866) году мне предложили опубликовать доклад в Трудах Общества, я согласился после того, как еще раз просмотрел записи опытов различных лет и не обнаружил никакого источника ошибки»,— заявляет Мендель.

Работа Менделя вышла из печати в конце 1866 г., и он получил 40 оттисков ее. Очевидно, большинство оттисков пришлось раздать друзьям. Но все же Мендель, глубоко уверенный в истинности своих обобщений, решил аппелировать к мнению более компетентных судей. Нам известно лишь о двух оттисках, посланных им крупным ученым

того времени — немецкому ботанику Карлу Нэгели (1817—1891 гг.) и австрийскому ботанику Антону Кернеру фон Марилауну (1831—1878 гг.). Оба оттиска сопровождались письмами, датированными 31 декабря 1866 г. и 1 января 1867 г. Письмо к Кернеру было кратким и официальным. Видимо, его мнения не очень ждал Мендель. И действительно, Кернер не только не обратил внимания на работу Менделя, но даже не прочел ее, оставив оттиск неразрезанным.

На Нэгели Мендель возлагал большие надежды. Это был один из авторитетнейших ученых того времени. Среди проблем, интересовавших его, была и проблема вида и разновидностей, и как раз в то же время Нэгели начал публиковать статьи по вопросам теории гибридизации *. Не надеясь, что Нэгели сразу заинтересуется его работой, Мендель в письме кратко изложил ее и сообщил, что он продолжает свои исследования, и, в частности, уже на межвидовых скрещиваниях, в том числе на видах рода Hieracium (ястребинок), являвшихся излюбленными объектами работ Нэгели. Ответ Нэгели последовал через два месяца, и из него сразу стало ясно, что он принял результаты работы Менделя с большим скептицизмом. Нэгели советует ему не успокаиваться на достигнутом и, с одной стороны, продолжить работу на горохе, так как они... «только начаты», а с другой,— проверить выводы на других объектах. Нэгели не верил ни в константность гомозиготных форм в отличие от гетерозиготных, ни во всеобщность закономерностей, установленных Менделем. Как ни старался убедить Мендель своего высокоученого корреспондента в правильности и всеобщности его обобщений, Нэгели остается при своем мнении. Он придумал даже такую формулировку: математические формулы, полученные Менделем, являются эмпирическими, а не «рациональными», т. е. не имеют общего значения. Нэгели упорно толкает Менделя на тяжелую и длительную работу «проверки» полученных им данных на других объектах, и, в первую очередь, на хорошо знакомых ему ястребинках.

И Мендель пошел на это. Он рассчитывал, что если ему удастся доказать и здесь применимость установленных им на горохе закономерностей, то он добьется всеобщего признания своего учения.

Мендель начинает эти опыты еще летом 1866 г. Это были исключительно трудные по технике эксперименты. Очень мелкие цветки с трудом поддавались кастрации, и многочисленные опыты опыления давали часто сомнительные и незначительные результаты. Но и эти результаты были обескураживающими: по сравнению с горохом все происхо-

---

* См. А. Е. Гайсинович. Грегор Мендель и его предшественники, гл. VIII.

Versuche
über
Pflanzen-Hybriden
von
Gregor Mendel.
(Vorgelegt in den Sitzungen vom 8. Februar u. 8. März 1865).

Einleitende Bemerkungen.

Künstliche Befruchtungen, welche an Zierpflanzen deshalb vorgenommen wurden, um neue Farben-Varianten zu erzielen, waren die Veranlassung zu den Versuchen, welche hier besprochen werden sollen. Die auffallende Regelmässigkeit, mit welcher dieselben Hybridformen immer wiederkehrten, so oft die Befruchtung zwischen gleichen Arten geschah, gab die Anregung zu weiteren Experimenten, deren Aufgabe es war, die Entwicklung der Hybriden in ihren Nachkommen zu verfolgen.

Dieser Aufgabe haben sorgfältige Beobachter, wie Kölreuter, Gärtner, Herbert, Lecoq, Wichura u. a. einen Theil ihres Lebens mit unermüdlicher Ausdauer geopfert. Namentlich hat Gärtner in seinem Werke „die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche" sehr schätzbare Beobachtungen niedergelegt, und in neuester Zeit wurden von Wichura gründliche Untersuchungen über die Bastarde der Weiden veröffentlicht. Wenn es noch nicht gelungen ist, ein allgemein giltiges Gesetz für die Bildung und Entwicklung der Hybriden aufzustellen, so kann das Niemanden Wunder nehmen, der den Umfang der Aufgabe kennt und die Schwierigkeiten zu würdigen weiss, mit denen Versuche

Факсимиле первой страницы рукописи Г. Менделя «Опыты над растительными гибридами» (1865)

дило совсем наоборот. Вместо единообразия первого поколения и разнообразия во втором здесь наблюдалось часто разнообразие уже в первом поколении и всегда константность последующих поколений.

Между тем в его жизни произошла серьезная перемена: 30 марта 1868 г. Менделя избирают прелатом (настоятелем) монастыря. Он пишет в письме к Нэгели: «из моего скромного положения преподавателя экспериментальной физики я вдруг перенесен в среду, где многое мне чуждо, и очевидно, понадобится некоторое время и ряд усилий, чтобы я почувствовал себя свободно. Впрочем это не помешает мне продолжать столь полюбившиеся опыты по гибридизации, и я даже надеюсь уделить им больше внимания и времени после того, как я освоюсь с новым положением» (письмо от 4 июня 1863 г.). Однако этим надеждам не суждено было сбыться. Новые обязанности все больше и больше отрывают его от любимых занятий.

Потеря уверенности в выяснении вопроса с ястребинками заставила его доложить 9 июня 1869 г. скудные и противоречивые результаты в Обществе естествоиспытателей. Он говорит в заключении: «Только убеждение, что проведение проектируемых опытов займет еще целый ряд лет, и неуверенность, удастся ли довести их до конца, побудили меня к сегодняшнему сообщению» (см. наст. издание, стр. 53). Вскоре после доклада сказались роковые результаты напряженных опытов, и Мендель почти теряет зрение. Он вынужден на год забросить всякие скрещивания.

В 1871 г. Мендель делает последние попытки возобновить опыты, но вскоре он их оставляет навсегда. В своем последнем письме к Нэгели Мендель пишет в 1873 г.: «В нынешнем году ястребинки снова отцвели, но я не смог уделить им больше одного-двух кратковременных посещений. Я чувствую себя поистине несчастным оттого, что я вынужден забросить мои растения и пчел».

Тщетно Нэгели шлет Менделю письмо за письмом. Они остаются без ответа. А между тем этот самонадеянный ученый уже возомнил себя... руководителем опытов Менделя. Он писал в одном из своих писем Менделю: «мне повезло, что я нашел в Вас такого способного и удачливого сотрудника» *. Когда же в год смерти Менделя Нэгели выпускает свой теоретический труд, в котором он развивает свое учение об идиоплазме и говорит о «задатках», как представителях отдельных признаков организма — взгляд явно навеянный работой Менделя — он ни разу не упоминает его имени (см. подробнее прим. 41,

* H. Iltis. Gregor Iohann Mendel. Leben, Werk und Wirkung, Berlin, 1924, стр. 137.



Памятник Менделю, установленный во дворе монастыря в Брно в 1910 г.

стр. 145). Недаром Ильтис заявляет: «Во всяком случае Нэгели заслуживает упрека, что по его вине менделизм был обоснован не в 1866, а лишь в 1900 г.».

Однако, оставив работу по гибридизации растений, Мендель вовсе не прекратил работы во всех других направлениях. Он все еще уделял все свободное время пчеловодству, плодоводству и древонасаждению. У Менделя был пчельник, построенный по его планам, в котором он содержал 50 ульев с пчелами разных пород. Судя по сохранившимся чертежам, Мендель задумал опыты по гибридизации пчел, однако не сохранилось никаких данных о результатах этих опытов.

Мендель принимал живое участие в местных любительских обществах — агрономическом, пчеловодном и, конечно, естествоиспытателей, в «Трудах» которого им публиковались метеорологические записи и наблюдения.

Мендель неоднократно выезжал заграницу. Так, в 1862 г. он был во Франции, а затем в Англии на Второй Всемирной выставке, в 1868 г. ездил в Рим представляться папе в качестве прелата, в 1871 г. был в Гамбурге и Киле на съезде пчеловодов и затем в Берлине. В 1879 г. Мендель ездил в Венецию.

Однако обязанности Менделя как прелата в конце концов полностью поглощают его. Руководство большим хозяйством монастыря отнимает значительное время. Но, помимо этого, Мендель, занимая большое общественное положение, участвует в многочисленных общественных организациях и учреждениях города в качестве руководителя и деятельного участника. Так, в 1876 г. Мендель был одним из директоров Моравского ипотечного банка. Он был также депутатом Моравского ландтага.

Конец жизни Менделя был омрачен эпизодом его борьбы против крупного церковного налога с монастыря. В результате отказа Менделя платить его и многолетней судебной тяжбы монастырь подвергся частичному секвестру. Проявленная Менделем в этой борьбе чрезвычайная настойчивость и быть может некоторая болезненная нервная реакция привели к полному отчуждению его от внешнего мира. Не доведя борьбы до конца, Мендель умер 6 января 1884 г. от брайтовой болезни.

Всего шестнадцати лет не дожил Мендель до мировой славы. В 1900 г. возникла новая наука — генетика, в основу которой легли закономерности, открытые Грегором Менделем.

КОММЕНТАРИИ *

ОПЫТЫ НАД РАСТИТЕЛЬНЫМИ ГИБРИДАМИ

[1] «Опыты над растительными гибридами» были опубликованы в «Записках общества естествоиспытателей в Брюнне», т. IV за 1865 г., вышедшем в 1866 г. (см. библиографию).

В основе помещенного в настоящем издании текста лежит перевод Л. П. Бреславец, опубликованный в русском издании работ Менделя 1923 г. Он был сверен нами с подлинным первопечатным текстом 1866 г. и подвергся многочисленным изменениям и исправлениям. В исправленном виде он был опубликован в издании: О. Сажрэ, Ш. Нодэн, Г. Мендель. Избранные работы о растительных гибридах. М., 1935. Другие существующие переводы этой работы см. в библиографии (*стр. 156*). *Стр. 9.*

[2] О результатах своих опытов Мендель, как известно, сначала сообщил в двух докладах, прочитанных в Брюннском обществе естествоиспытателей (*стр. 127*). Относительно времени и продолжительности опытов и некоторых обстоятельств, связанных с докладом и публикацией его, имеются краткие указания самого Менделя в письме к Нэгели от 18 апреля 1867 г. (*стр. 60*). О докладе Менделя и о том, как он был встречен аудиторией, см. нашу статью (*стр. 127*).

Труды Общества печатались, очевидно, в небольшом числе экземпляров. Однако следует иметь в виду, что они посылались 120 научным учреждениям мира — среди них в России библиотекам Академии наук и Географического общества в Петербурге и Обществу испытателей природы в Москве. Кроме того, Мендель получил 40 оттисков своей статьи. *Стр. 9.*

[3] Мендель занимался садоводством и плодоводством с детства: не только его отец, но и многие родственники, особенно со стороны матери, были искусными садоводами. При поступлении в монастырь Мендель получил небольшой участок земли (35 × 7 *м*; см. фотографию *стр. 124*), где он разводил цветы, некоторые овощи и где проделаны все его классические опыты с горохом. То, что Мендель занимался выведением новых сортов цветов и овощей, известно из ряда сообщений, как устных, так и печатных. Так, в мае 1859 г. Мендель показал на выставке

---

* Комментарии составлены А. Е. Гайсиновичем. Все ссылки на примечания даны в тексте цифрой в квадратных скобках, стоящих над строчкой. Ссылки на страницы текста настоящего издания выделены курсивом. В конце каждого примечания курсивом указана страница текста, к которой относится данное примечание.

в Брюнне выведенные им сорта овощей; среди садоводов того времени известна была одна раса фуксий под названием «Фуксия Менделя». Любопытно отметить, что, по устному сообщению Ниссля (см. Iltis, 1924, стр. 66), Мендель очень часто приносил со своих флористических экскурсий в окрестностях Брюнна различные отклонившиеся формы растений и высаживал на своем участке для проверки их устойчивости и роли внешних факторов на возникновение новых форм (см. прим. 38, *стр. 144*). После того как Мендель стал прелатом, он получил гораздо бо́льшие возможности и имел в своем распоряжении садовника. В этот период он особенно много занимался плодоводством и скрещиванием плодовых деревьев; за свои работы в этой области он получил в 1883 г. медаль от Моравско-силезского агрономического общества. Мендель много сделал в области древонасаждения в Брюнне и окрестностях и был деятельным участником и частично руководителем Моравско-силезского агрономического общества (см. подробнее у Iltis, стр. 140 и сл., 173 и сл.). *Стр. 9.*

[4] Кёльрейтер Иозеф Готлиб (Joseph Gottlieb Kölreuter, 1733—1806 гг.) — выдающийся немецкий ботаник, один из основоположников учения о поле у растений, систематически проводивший опыты по гибридизации растений. В 1756—1761 гг. работал в России в качестве адъюнкта, а затем профессора Петербургской Академии наук. Свои опыты по гибридизации растений Кёльрейтер начал в России и опубликовал их в четырех книгах (Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig, 1761; Fortsetzung... Lpz., 1763; Zweyte Fortsetzung... Lpz., 1764; Dritte Fortsetzung... Lpz., 1766) и многочисленных статьях, опубликованных в России (см. И. Г. Кёльрейтер. Учение о поле и гибридизации растений. М., 1940). *Стр. 9.*

[5] Гэртнер Карл Фридрих (Carl Friedrich von Gärtner, 1772—1850 гг.) — один из крупнейших гибридизаторов растений XIX в., главный труд которого считался основной сводкой вопроса до Менделя. Мендель детально штудировал этот труд и неоднократно на него ссылался: Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung in Pflanzenreich. Stuttgart, 1849. Гэртнер проделал около десяти тысяч опытов по скрещиванию растений, относящихся к 700 видам и получил 250 гибридных форм. Однако общие выводы, к которым пришел Гэртнер, настолько неотчетливы, многословны и часто противоречивы, что они не могли привести к установлению серьезных теоретических выводов. *Стр. 9.*

[6] Герберт Уильям (W. Herbert, 1778—1847 гг.) — крупный английский гибридизатор растений. Он проделал множество опытов по гибридизации растений преимущественно из семейства луковичных. Дарвин указывает на Герберта, как на одного из своих предшественников (см. Ч. Дарвин. Сочинения, т. 3, 1939, стр. 263). Интересно отметить, что Герберт, подобно Менделю, был духовным лицом и деканом (настоятелем). *Стр. 9.*

[7] Лекок (Henri Lecoq; в оригинале ошибочно напечатано Lecocq, 1802—18??) — известный французский ботаник и садовод, профессор естественной истории и директор ботанического сада в Клермон-Ферране. Наиболее крупный его труд по гибридизации: «De la fecondation naturelle et artificielle der végétaux et d'hybridation...», I ed., Paris, 1845 (существовал немецкий перевод, которым Мендель мог воспользоваться — Weimar, 1846), 2 ed., Paris, 1862. См. о нем у H. F. Roberts. Plant hybridisation before Mendel, Princeton, 1929, стр. 154—157. *Стр. 9.*

[8] Вихура (M. E. Wichura, 1817—1866) выпустил в 1865 г. исследование над гибридами между видами ив (Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutet an den Bastarden der Weiden, Breslau, 1865). Мендель мог ознакомиться с этой книгой лишь по окончании своих опытов; однако он, вероятно, был знаком с предва-

рительными сообщениями Вихуры, появившимися в 1854 г. Наблюдения Вихура, утверждавшего о получении константных гибридов ив, должны были сильно поколебать Менделя в уверенности во всеобщности своих открытий (см. его упоминание об этом, *стр. 54*). *Стр. 9.*

[9] Мнение Менделя о наблюдениях Гэртнера в действительности было весьма критическим. См. его характеристику работ Гэртнера в письме к К. Нэгели от 31 декабря 1866 г. (*стр. 57—58*). *Стр. 9.*

[10] Я оставляю везде у Менделя слово «бастард», где он им пользуется, так как нетрудно заметить, что он делает различие между этим понятием и «гибридом». В эпоху Менделя под бастардом часто подразумевался гибрид между видами, гибриды же между разновидностями и расами назывались иногда «ублюдками» (Blendling; по-французски — métis). Очевидно именно этот последний смысл Мендель придавал понятию гибрида: он говорит о гибридах Pisum, но о бастардах Hieracium. Это различие уже тогда не было общепринятым (см. например, у Нэгели «Die Bastardbildung im Pflanzenreiche», 1865 перепечатано в его «Botanische Mittheilungen», стр. 188—189). *Стр. 9.*

[11] Об этом же Мендель говорит в вышеупомянутом (см. прим. 9) письме к Нэгели; после отзыва о работах Гэртнера он заключает: «Окончательного решения можно ожидать только от опытов, при которых степень родства между гибридными формами и их исходными видами будет обоснована диагностически, а не просто по общему впечатлению» там же, *стр. 58*). *Стр. 10.*

[12] Как известно (*стр. 60*), Мендель проделал свои опыты с Pisum в период с 1856 по 1863 г. Он пишет в письме к Нэгели: «Как я упоминал ранее, описываемые опыты проводились по 1863 [г.] включительно; в этом году они были прекращены, чтобы получить место и время для культивирования других подопытных растений. Семян от этих опытов больше нет. Был продолжен только один эксперимент по различию во времени цветения и от него сохранились семена из урожая 1864 [г.]» (письмо от 18 апреля 1867 г.). Однако это не означает, что в 1856 г. Мендель впервые начал наблюдения над Pisum. Как он указывает далее, подопытные растения были им подвергнуты предварительному двухлетнему контрольному испытанию. То, что он начал работы с Pisum не позднее 1854 г., следует и из его наблюдения о поражениях посевов жучком *Bruchus pisi*, сообщенное им и опубликованное в Трудах Венского зоолого-ботанического общества в 1854 г., *стр. 10.*

[13] Понятие константно различающихся (constant-differirende; я считаю недопустимым переводить как «расходящиеся», ибо это модернизация исторического текста и наполнение его современным генетическим содержанием) признаков является существеннейшим понятием, сыгравшим решающую роль в обнаружении Менделем закономерностей наследования; в этом отношении, можно указать лишь одного предшественника — О. Сажрэ (см. о нем: А. Е. Гайсинович. Грегор Мендель и его предшественники, гл. V). Однако это понятие является в то же время недостаточно определенным. Даже в современной генетике, после того как подобным признакам было дано название аллеломорфов (Бэтсон, 1902), не существовало в сущности объективного критерия для определения и различения аллеломорфизма признаков. Лишь с разработкой Морганом и его сотрудниками так называемой теории идентичных мест (1915), являющейся выводом из хромосомной теории наследственности, было установлено, что аллеломорфность признаков зависит от аллеломорфности генов, а последняя определяется тем обстоятельством, что они локализованы в одинаковых местах гомологичных хромосом. По предложению Иогансена (1926), термин Бэтсона подвергся сокращению и

он заменен термином «аллелия» (вместо «аллеломорфизм»); отсюда — «аллели» (вместо «аллеломорфы»). *Стр. 10.*

[14] Мендель допускает ошибку, говоря о белке (Albumen) у семян гороха, т. е. об эндосперме. Как известно, эндосперм отсутствует у них, и то, что Мендель обозначает этим термином у гороха, является его семядолями. Эта ошибка лишний раз показывает, что Мендель вовсе не был «профессиональным» ученым; однако его «дилетантизм» не явился помехой на пути к тому гениальному открытию, которым ему обязана современная биология. Само собой разумеется, везде в тексте это ошибочное обозначение сохранено. *Стр. 12.*

[15] Мендель в отличие от Нодэна, употреблявшего совершенно сходное с современным обозначение гибридных поколений, называет поколение, происшедшее от скрещивания двух исходных форм, просто гибридами; потомство этих последних (при самооплодотворении) он называет «первым поколением гибридов», и, соответственно, дальнейшие поколения «вторым», «третьим» и т. д. «поколениями гибридов». В настоящее время в генетике принято обозначать то, что Мендель называл гибридами, первым поколением от скрещивания чистых исходных форм, сокращенно F_1 (лат. filiale 1 — поколение первое); последующие — соответственно, вторым, третьим и т. д. поколениями, сокращенно — F_1, F_2, $F_3 ... F_n$. Однако следует иметь в виду, что это обозначение имеет смысл, если изучают потомство от скрещивания «чистых» исходных рас, т. е. гомозиготных по определенным аллеломорфным генам. Так как подобные скрещивания встречаются в научном исследовании очень редко, то теперь принято обозначать исходные родительские формы независимо от их гомо- и гетерозиготности сокращенно P (лат. Parentes — родители); а последующие поколения, опять-таки независимо от наблюдающихся при этом закономерностей наследования обозначают просто в их последовательности F_1, F_2, $F_3 ... F_n$. *Стр. 14.*

[16] Как видим, Мендель вовсе не утверждает, что всегда наблюдается «Pisum-тип», т. е. полное доминирование одного из признаков и исчезновение в первом поколении другого; он гоoворит и о промежуточном характере некоторых гибридов («средние образования» — Mittelbildungen; см. на *стр. 26* данные о признаке времени цветения). Еще больше таких случаев он обнаружил в своих дальнейших, неопубликованных опытах над другими растениями. Приведу некоторые из кратких указаний Менделя на этот счет в письмах к Нэгели. О полученном им гибриде *Geum urbano-rivale* он пишет: «цветки моих растений желтые или оранжево-желтые и вдвое меньше цветков *G. rivale*, по остальным признакам они соответствуют, насколько до сих пор можно было судить, *G. intermedium* Ehrh.». (письмо от 18 апр. 1867 г.); о гибриде *Linaria vulgaris* + *L. striata* Мендель пишет: «Гибриды по расположению листьев и цветков, величине и виду цветка находятся посередине между исходными формами; напротив плоды, наоборот, совпадают с плодами *L. striata*» (письмо от 6 ноября 1867 г.); в связи с задуманным им опытом над двойным оплодотворением он пишет о гибридах *Mirabilis jalapa:* «Так как окраска цветов у [бастардов] кармазиновый + желтый и кармазиновый + белый известна, то в следующем году выяснится, появится ли наряду с обеими бастардными окрасками еще и третья окраска, которую можно будет объяснить взаимодействием обоих пыльцевых зерен» (письмо от 27 сентября 1870, *стр. 88*). Из этих строк ясно, что он мог отличать по цвету обоих гибридов, следовательно, «кармазиновый» цвет (rubra Корренса? crimson — Марриет?) по-разному проявлялся у них, т. е. неполно доминировал. Таким образом, Мендель прекрасно знал о существовании помимо «Pisum-типа» и «Zea-типа». Между прочим он упоминает и о гибридах «*Zea mays major* (с темно-красными семенами) + *Zea mays minor* (с жел-

тыми семенами)» и о «*Zea mays major* (с темно-красными семенами) + *Zea Cuzko* (с белыми семенами)» (*стр. 68*); к сожалению, об окраске гибридов он ничего не сообщает. *Стр. 15.*

[17] Как в отношении явления доминирования, так даже и самого термина Мендель имеет предшественников. Это явление наблюдали Найт (1799 г. и позже), Госс (1822) и многие другие, впрочем не осознавая всего смысла его; однако Сажрэ (1825) уже определенно подходил к пониманию того, что признаки необязательно смешиваются у потомков, а может проявиться целиком лишь один из них; Нодэн же (1861) неоднократно наблюдал и описывал случаи доминирования, хотя он не придавал им (и как мы знаем теперь, это было совершенно правильно) универсального значения и чаще говорил об единообразии первого поколения. У этих же авторов мы встречаем выражение «доминирование»; говоря о наследовании у дынь, Сажрэ пишет, что «форма дыни доминировала (dominait)» (Annales des sciences naturelles, 1826, 8, стр. 307), Нодэн же, начиная с 1856 г. неоднократно употребляет в своих работах выражение «доминирование». Я привожу цитату, вероятно, первого применения им этого выражения: «то доминирует (domine) отцовское влияние, то, наоборот, материнское» (Bulletin de Société botanique de la France, 1856, 3, стр. 180) (см. подробнее в нашей статье «Грегор Мендель и его предшественники»). Таким образом, хронологически Мендель имел полную возможность ознакомиться с этими источниками, однако был ли он знаком с ними в действительности — неизвестно. Выражения «доминирующий» и «рецессивный» происходят от латинских слов dominare (господствовать) и recedere (отступать). *Стр. 15.*

[18] Полное сходство потомства при реципрокных скрещиваниях было известно многим исследователям еще до Менделя; в частности, Гэртнер (1849) с полной определенностью утверждал это, так что иногда говорят даже о гэртнеровском «законе реципрокного единообразия», а у Фоке (Pflanzen-Mischlinge, Berlin, 1881) мы находим положение: «В растительном царстве у подлинных видов формоопределяющая сила мужского и женского элементов в размножении в общем совершенно равна между собой» (стр. 470). Впрочем этим же авторам был известен ряд исключений из этого положения (Ausnametypen Гэртнера). Как в настоящее время установлено, этот «закон» относится к генам, наследуемым в аутосомах, в отношении которых оба пола не обнаруживают никакого диморфизма. Что же касается генов, наследуемых сцепленно с полом, т. е. локализованных в половых хромосомах, то на них этот закон не распространяется, и в этих случаях наблюдается при реципрокных скрещиваниях различие, зависящее от того, какой из полов гомогаметен и какой — гетерогаметен. Наиболее исследован этот вопрос у животных, однако и у растений найден ряд случаев половой гетерогаметности. Так, у печеночного мха Sphaerocarpus ген, определяющий признак раздельности спор, наследуется сцепленно с полом; у *Melandrium album* (*Lychnis dioica*) гены, определяющие широколистность и узколистность, также наследуются сцепленно с полом. (Перечень случаев гетерогаметности и сцепленного с полом наследования см. у В. Fojn. Geschlechtsgebundene und geschlechtskontrollierte Vererbung, Berlin, 1932). Помимо генов, сцепленных с полом, разница между реципрокными скрещиваниями у растений может зависеть от факторов, передающихся с плазмой, или пластидами яйцеклеток (а иногда и мужских половых клеток). *Стр. 15.*

[19] В настоящее время установлено, что характер поверхности семян гороха зависит по крайней мере от трех пар эпистатических генов *A*, *L* и *R*, причем морщинистые семена, изучавшиеся Менделем, определяются двумя рецессивными генами (*a* и *r*). Таким образом, приходится предполагать, что по одному из них

оба исходных растения были одинаково рецессивны (см. прим. 26). О современных данных по генетике гороха см. S. Wellensiek. Genetic monograph on Pisum, Bibliographia genetica, 2, 1925, и Ю. Филипченко. Частная генетика, ч. I, Л., 1927; и новейшую сводку: S. H. Yarnell. Cytogenetics of the vegetable crops. III. Legums. A. Garden peas. Pisum sativum. Bot. Rev., 28, 1962. *Стр. 15.*

[20] «Пышность» гибридных форм установлена была впервые Кёльрейтером и констатировалась затем множеством исследователей, среди них Сажрэ, Гэртнером и Нодэном. В настоящее время ее принято называть гетерозисом, и это явление объясняется непроявлением в F_2 ряда рецессивных генов, неблагоприятно влияющих на развитие исходных растений, и, наоборот, объединением в гибридной форме некоторых благоприятных доминантных генов (см.: East a. Jones. Inbreeding and outbreeding, Philadelphia, 1919). *Стр. 16.*

[21] В настоящее время установлено, что пятнистость кожуры семян гороха определяется особыми генами, дающими сложные расщепления (Lock, 1907; Tschermak, 1912; Kajanus, 1923). *Стр. 16.*

[22] Как известно, сообщаемые в этом разделе данные о явлениях доминирования и рецессивности были затем ранними комментаторами Менделя обобщены в «первый закон» Менделя — «закон доминирования». Накопление данных так называемого промежуточного «наследования» («Zea-тип») заставило низвести «первый закон» до ранга «правила». Ланг предложил говорить о «первом законе» Менделя как о «законе единообразия», восстановив таким образом его в правах «закона». Более того, данные о «промежуточном» наследовании одно время рассматривались как колеблющие вообще принципы Менделя и как доказательство существования других закономерностей наследования. Следует отметить ту небрежность к историческим фактам, которую проявили генетики начала XX в., да и некоторые «критики» менделизма до сих пор. В самом деле, в тексте Менделя ни о каком законе нет речи, и никаких формулировок его мы не находим; кроме того, совершенно очевидно знание Менделем явлений так называемого «промежуточного» наследования (см. прим. 16, *стр. 136*). Наконец «закон единообразия» известен был уже давно: уже Нодэн дал совершенно правильную формулировку его (см. Сажрэ, Нодэн, Мендель, 1935, стр. 201); а в капитальной сводке Фоке доменделевского периода о растительных гибридах (W. Focke. Die Pflanzen-Mischlinge, Berlin, 1881) в главе о «свойствах помесей», мы находим, в качестве «первого положения» следующую формулировку: «Все индивидуумы, происходящие от скрещивания двух чистых видов или рас, если они возникли и выросли при одинаковых условиях, оказываются обычно совершенно сходными или лишь едва между собой различаются, как это свойственно экземплярам одного и того же чистого вида» (стр. 468). Что же касается теоретической стороны вопроса, то теперь совершенно очевидно принципиальное различие между «законом доминирования» и остальными «законами Менделя» — расщепления и независимости; в то время как последние относятся к явлениям передачи наследственных факторов, первый является одной из закономерностей осуществления признаков. Поэтому нецелесообразно и неправильно ставить их в один ряд: передача наследственных факторов относится к закономерностям генотипа; осуществление же признаков относится к закономерностям фенотипа. Главной заслугой Менделя является, само собой разумеется, обнаружение основных закономерностей генотипа, а вопросы об явлениях доминирования и рецессивности и их места в общей совокупности закономерностей фенотипа имеют неизмеримо меньшее значение и поэтому различия в понимании их играют ничтожную роль при общей оценке заслуг Менделя. *Стр. 16.*

[23] Нетрудно видеть, что здесь и везде в дальнейшем Мендель неправильно вычисляет эмпирические численные отношения, наблюдаемые в F_2 («первом поколении гибридов»). Он везде произвольно приравнивает численность рецессивных форм к единице и отсюда вычисляет пропорцию для доминантных форм. Поэтому-то у него сумма членов отношения в одних случаях получилась меньше 4 (например, 2,96 + 1 = 3,96), а в других случаях больше (например, 3,01 + 1 = 4,01), в то время как она всегда должна быть равна 4 (3 + 1 = 4). *Стр. 17.*

[24] По предложению Бэтсона (1902), «константные» в отношении того или другого наследственного признака формы называют гомозиготными, а доминантные формы, дающие в потомстве снова расщепление на доминантных и рецессивных («гибридные»),— гетерозиготными. *Стр. 19.*

[25] Описанные в этом разделе явления относятся к тому, что де Фриз (1900) назвал законом расщепления (la loi de disjonction, Spaltungsgesetz) и что принято обычно рассматривать как «второй закон Менделя». Закономерность расщепления является тем основным гениальным вкладом Менделя, который лег в основу генетических закономерностей (см. прим. 28, *стр. 140*). Ее лишь весьма условно можно аналогизировать с теми многочисленными наблюдениями «возврата» к исходным родительским формам, которые мы встречаем у многих гибридизаторов растений, начиная с Кёльрейтера и особенно у Гэртнера. Лишь Нодэн приблизился к истинному пониманию этого явления в своей теории «разъединения сущностей» (la disjonction des essences). *Стр. 20.*

[26] Мендель не мог еще, конечно, оценить всю условность разграничения между растениями, отличающимися «только в одном существенном признаке» (или моногибриды — как предложил называть подобные растения де Фриз в 1900 г.) от растений, отличающихся в двух и большем числе их (полигибриды — де Фриз). Раньше всего следует говорить конечно не о различии в числе признаков, а аллеломорфных факторов (генов), ибо, как теперь ясно, один признак может определяться более чем одним геном и, наоборот, два и несколько признаков — одним геном. Затем, о моно-, ди-, три-полигибридности того или иного растения можно говорить лишь применительно к каждому конкретному скрещиванию. Так, например, Мендель полагал, что характер поверхности семян гороха определяется одной парой факторов (гладкие — морщинистые) и что признак морщинистости является простым (т. е. моногибридным) рецессивным признаком. Однако новейшие исследования показали, что характер поверхности семян гороха определяется четырьмя парами генов (A, L, R, Z), причем морщинистость зависит от одновременного наличия двух рецессивных генов (a и r). Таким образом, если Мендель при скрещивании растения с гладкими семенами с растением с морщинистыми семенами наблюдал расщепление 3 : 1, то приходится предполагать, что по одному из упомянутых рецессивных генов (a или r) оба исходных растения были одинаково рецессивны. Следовательно, в одном случае скрещивание гладкосемянного гороха с морщинистосемянным окажется «моногибридным» (например, $aaRR \times aarr$), в другом же случае растения, отличающиеся в том же «одном» признаке, дадут дигибридное расщепление ($AArr \times aaRR$). Интересно отметить, что в отношении почти всех остальных признаков, изучавшихся Менделем, новейшими исследователями обнаружены многочисленные дополнительные факторы (см. современные сводки по генетике Pisum, указанные в прим. 19, *стр. 138*). Наконец, установление различий в признаках сходных форм и их гибридов зависит от степени детальности и тонкости тех методов, которые применяются при распознавании их. Чем менее доступны обнаружению признаки, тем более тонкие и специальные (например, микрохимические, рентгенологические, иммунологические

и т. п.) методы должны быть применены. Таким образом всегда в конкретном генетическом исследовании речь идет лишь о наблюдаемых признаках. *Стр. 22.*

[27] Здесь Мендель впервые в истории гибридизации дает правильное объяснение явлений, неоднократно наблюдавшихся у межвидовых гибридов. Исследователи доменделевского периода никак не могли разобраться, почему при обычной «промежуточности» гибрида, он в одних случаях или в известных отношениях более похож на отцовскую форму, а в других случаях и отношениях — на материнскую. Одни пытались это объяснить ролью материнских и отцовских элементов при образовании потомства. Но даже и те исследователи, которые поняли непричастность пола передатчика признаков (например, Нодэн, см. Сажрэ, Нодэн, Мендель, 1935, стр. 205), полагали, что это объясняется «силой», свойственной тому или иному виду («преобладание», «препотенция», «индивидуальная потенция» — preponderance, prepotency, Individualpotenz). *Стр. 22.*

[28] Здесь и ниже Мендель формулирует положение, которое позднее стали именовать «законом независимости признаков», или «третьим законом Менделя». С теоретической точки зрения нет принципиального различия между законом расщепления и законом независимости. В самом деле, так как в отношении любой пары признаков (вернее факторов) осуществляется закономерность расщепления, то при наблюдении за наследованием более чем одной пары факторов мы не наблюдаем ничего принципиально нового помимо того обстоятельства, что расщепление по одной паре факторов не влияет на одновременное расщепление в других парах. Поэтому «закон независимости» правильнее было бы назвать «законом независимости расщепления».

Для Менделя он был в сущности таким же основанным на теории вероятности («правила комбинации») допущением, как и другие необходимые условия осуществления закономерностей расщепления — равенство числа гамет всех сортов («чистота гамет» позднейших комментаторов, см. прим. 33, *стр. 141*) и свободное их сочетание (панмиксия). Лишь теперь полностью выяснен тот механизм, который определяет все эти три «степени свободы». Как известно, таковым является хромосомный аппарат. Ныне совершенно ясно, что «закон расщепления» основан на свободном расхождении гомологичных хромосом, каждая из которых несет один из аллеломорфных генов, а «закон независимости» — на свободном комбинировании негомологичных хромосом, каждая из которых несет ген из различных аллеломорфных пар. Так как эти процессы осуществляются при образовании гамет, то очевидно, что общебиологической основой закономерности, установленной Менделем, является смена так называемых дипло- и гаплофаз в индивидуальном цикле организмов. *Стр. 25.*

[29] Как уже было упомянуто (прим. 12, *стр. 134*), Мендель продолжал эти опыты вплоть до 1864 г. включительно. Дальнейшие опыты были прерваны из-за больших опустошений, причиненных жуком-вредителем *Bruchus pisi.* В письме к Нэгели Мендель пишет об этом (начало см. цитаты в прим. 12, *стр. 134*): «это последние, собранные мною [семена], так как упомянутый опыт [о различии времени цветения] в следующем [1865] году пришлось прекратить из-за сильных опустошений, [произведенных] гороховым жуком *Bruchus pisi.* Это насекомое, которое в предыдущие годы появлялось лишь на отдельных растениях, в 1864 г. причинило немалый ущерб, а в следующем году появилось в таком количестве, что осталась неповрежденной лишь четвертая или пятая часть семян. В окрестностях Брюнна пришлось в последние годы совершенно прекратить посадку картофеля» (письмо от 18 апреля 1867 г.). *Стр. 26.*

[30] Таким образом, и в этом случае отчетливо видно, что Мендель не придавал абсолютного и принципиального значения явлению доминирования (см. об этом прим. 16, *стр. 136*). *Стр. 26.*

[31] Эти два условия осуществления расщепления — образование гамет всех типов и в равных количествах — обычно забываются при изложении «законов» Менделя или рассматриваются как нечто «само собой разумеющееся». Между тем в них основа того глубокого проникновения в сущность расщепления, которая позволила Менделю так математически точно истолковать результаты своих скрещиваний. Эти условия являются в такой же мере «законами» Менделя, как и расщепление и независимое комбинирование, и то, что они не были сформулированы в качестве таковых в эпоху увлечения «законами» Менделя, является элементарнейшей теоретической непоследовательностью. Лишь одно из них (образование гамет всех типов) нашло отражение в так наз. «гипотезе» «чистоты гамет». *Стр. 27.*

[32] Таким образом, проверочные опыты Менделя представляли собой то, что теперь называют возвратным скрещиванием (англ. back-cross — F_b). Мендель предпринял их для доказательства своих теоретических предположений, что 1) образуется столько различных половых клеток, сколько возможно константных (т. е. гомозиготных) комбинаций, и что 2) они образуются в среднем в одинаковом числе. По существу эти опыты ничем принципиально от предыдущих не отличаются и та дополнительная доказательная сила, которую придавал им Мендель, ограничивается теми обстоятельствами, что благодаря произвольному изменению характера скрещивания изменяются ожидаемые численные и видимые отношения в потомстве, что и предсказывается теорией. Кроме того, в случае скрещивания гибрида с гомозиготной рецессивной формой уравниваются типы гамет одной из родительских форм (рецессивной) и появляется столько же внешне-видимых типов потомства, сколько возможно комбинаций, причем все в одинаковых количествах; появление же гомозиготных рецессивных форм, доказывающее наличие у гибрида в скрытом состоянии рецессивных факторов (именно это обстоятельство дало повод назвать упомянутый тип скрещивания «анализирующим», или test-cross), в сущности тоже ничего принципиально нового не представляет, так как наблюдалось и в основных скрещиваниях Менделя. *Стр. 28.*

[33] В этих строках, смысл которых повторяется еще трижды в дальнейшем изложении (*стр. 34, 43, 44*), заключена «квинт-эссенция» всей работы Менделя. В них дано объяснение механизма расщепления, насколько оно было доступно в то время. Иначе это положение сформулировано Менделем в одном из писем к Нэгели: «Отпрыски гибридов обладают лишь одним из обоих исходных признаков или гибридной формой, постепенных переходов к исходным признакам или же последовательного приближения к ним я не наблюдал. Ход развития состоит попросту в том, что в каждом поколении непосредственно из гибридной формы раздельно и неизмененными возникают оба исходных признака и ничто не говорит о каком-либо заимствовании или унаследовании друг от друга» (письмо от 18 апреля 1867 г.). Именно в этом заключается революционизирующее значение работы Менделя. Он кладет конец так называемой «слитной» наследственности (blending inheritance англичан), которой придерживались в ту эпоху и сильно тормозившей не только теорию наследственности, но и эволюционную теорию. В частности Дарвин придерживался ее, а вслед за ним Гальтон и все дальнейшее английское биометрическое направление (Пирсон), которое именно благодаря следованию «слитной» наследственности завело изучение наследственности в тупик. Неудивительно, что первые годы открытия и развития менделизма

представители этого направления всячески боролись против новых представлений.

Мендель формулирует здесь то положение, которое потом принято было называть «гипотезой» «чистоты гамет». По-видимому, впервые ее формулировал Бэтсон: «Половые клетки гибридов оказываются двух типов, каждый из которых является чистым в отношении одного из родительских признаков. Эта чистота зачатковых клеток и неспособность их передать оба антагонистических признака является центральным фактом, доказанным работой Менделя» (Reporst to the Evolution commitee of Royal Society, I, 1902, стр. 126). «Гипотеза чистоты гамет» является одним из самых серьезных источников искажений при изложении взглядов Менделя. Она превратилась в догму, и часто еще до сих пор не замечают того, что она уже никак не является гипотезой, ибо полностью установлен хромосомный механизм ее. Однако более серьезным упущением является то, что обычно не замечают, что применимость ее ограничивается диплоидной наследственностью; нетрудно сообразить, что при триплоидии, тетраплоидии и т. д. «чистота гамет» формально уже не осуществляется; в этих случаях могут образоваться гаметы, несущие более одного аллеломорфного фактора и являющиеся, формально говоря «нечистыми». А так как современная хромосомная теория наследственности не может ограничиться лишь диплоидным механизмом, то и нет основания сохранять далее эту «гипотезу». Само собой разумеется, что при этом оказываются несостоятельными не положения Менделя, а та конкретная формулировка их, которая заключается в «гипотезе чистоты гамет». Неудивительно поэтому, что теперь все режо и реже при изложении «законов» Менделя можно встретить в их числе указанную «гипотезу». *Стр. 31.*

[34] В первопечатном тексте в этом уравнении вместо знака = ошибочно стоит + . *Стр. 33.*

[35] Об этих опытах имеются, к сожалению, крайне скудные данные. Однако и эти отрывочные сведения говорят об очень большом числе видов, гибридизацией которых занимался Мендель (см. перечень гибридов, полученных им, на *стр. 153—155*). Уже в протоколах Брюннского общества за тот же 1865 г. мы находим сообщение, что на заседании от 14 июня, т. е. спустя три месяца после доклада, «господин проф Г. Мендель представил в живом состоянии два полученные им бастарда, именно продукты скрещивания *Verbascum phoenicum* с белоцветным *Verbascum Blattaria* и *Campanula media-pyramidalis*» (Verhandlungen naturforsch. Verein Brünn, IV, Sitzungsberichte, стр. 52). Как видно из письма Менделя к Нэгели, получение этих гибридов относится еще к предыдущему году (см. письмо от 6 ноября 1867 г., *стр. 73*). О других опытах находим указание в первом же письме к Нэгели: «Для дальнейших опытов были выбраны Hieracium, Cirsium и Geum» (письмо от 31 декабря 1866 г., *стр. 58*). О ходе этих опытов дальнейшие сведения находим во всех последующих письмах к Нэгели. Как известно, наибольшие усилия Мендель затратил, к сожалению, на гибриды Hieracium (см. его работу). Большое принципиальное значение имел вопрос, будут ли межвидовые гибриды (а не культурные расы, как у гороха) обнаруживать те же общие закономерности. В этом смысле интерес представлял и гибрид между видами *Geum* (*urbanum* и *rivale*), так как Гэртнер рассматривал его в качестве не только константного, но и нарушающего принцип единообразия первого поколения. Однако в своих опытах Мендель констатировал, что он получил не два типа гибридов *Geum urbano-rivale*, как утверждал Гэртнер, а лишь один (см. *стр. 67*). Этот гибрид был также демонстрирован членам Брюннского общества в 1867 г. (см. Verhandlungen naturforsch. Verein Brünn, VI, Sitzungsberichte, стр. 32). Менее уте-

шительны были опыты с видами рода Cirsium, гибриды которых уже в первом поколении не обнаруживали единообразия — явление, аналогичное наблюдавшемуся Менделем у Hieracium. Однако, несмотря на все эти чрезвычайные трудности, Мендель настойчиво пытается свести все явления к общим закономерностям. Он считает, что это ему удалось показать на ряде растений. Так, между прочим он пишет к Нэгели: «Из опытов прежних лет в прошлом году я завершил [опыты] с *Matthiola annua* и *glabra,* Zea и Mirabilis. Их бастарды ведут себя точно так же, как бастарды Pisum» (письмо от 3 июля 1870 г.).

Мы уже видели, как великолепно разобрался Мендель в «отступлениях» от «Pisum-типа», обнаруживаемых в первом поколении гибридов, относящихся к «Zea-типу» (см. прим. 16, *стр. 136*). Другим еще более блестящим примером преодоления Менделем трудностей являются излагаемые им дальше опыты с Phaseolus, где он обнаружил многоформенность гибридов второго поколения (см. об этом прим. 36). *Стр. 34.*

[36] Здесь Мендель дает блестящий пример сложного гибридологического анализа. Если вместо «самостоятельных признаков» говорить о наследственных факторах (так как Мендель еще не понимал принципиального различия между признаком и наследственным фактором), то нетрудно видеть, что предложенное Менделем объяснение является предвосхищением той ступени развития генетики, когда стали выясняться сложные закономерности взаимодействия генов. Если вспомнить, например, каких усилий стоило Бэтсону распутать один из первых случаев такого взаимодействия (гребни у кур), то ясность и глубина подхода Менделя будет совершенно очевидна. Однако Мендель допускает при этом одну ошибку, которая затемнила, вероятно, понимание его анализа первыми генетиками. Нетрудно заметить, что он разлагает на отдельные факторы (A_1, A_2...) только доминантный признак, а рецессивный оставляет единым (a); таким образом получается, что в одной зачатковой клетке он допускает наличие одновременно более одного фактора a, что, как известно, является грубым нарушением основного принципа Менделя. Но очевидно, что это ошибка лишь в символике «комбинационного ряда», и для нас теперь ясно, что для каждого фактора доминантной окраски (A_1, A_2...) должен быть допущен отдельный, лишь ему аллеломорфный фактор рецессивной окраски (a_1, a_2...). При этом все расчеты Менделя остаются в силе. *Стр. 37.*

[37] Как известно, совершенно такая же интерпретация была предложена Нильсоном-Эле (Nilsson-Ehle, 1909) для объяснения наследования окраски зерна у пшеницы. Построенное им на этом основании обобщение, называемое иногда «принципом Нильсона-Эле» или явление полимерии (Lang, 1910), дает объяснение сильного варьирования (главным образом количественного) признаков в потомстве при расщеплении и чрезвычайной редкости рецессивной формы (вместо $^1/_4$—$^1/_{16}$, $^1/_{64}$ и менее общего числа особей). Объяснение это совершенно сходно с предложенным Менделем для случая варьирования окраски у фасоли с одним существенным отличием: по принципу «полимерии» так называемые множественные факторы однозначны в своем выражении. Вокруг этой однозначности велись многолетние бесплодные споры об якобы абсолютной научной недоказанности явления полимерии и выдвигались обвинения в «формализме», гипотетичности его. Однако теперь для нас должно быть совершенно ясно, что «однозначность» действия полимерных факторов совершенно условна и является данью наивно-механистическому периоду генетики. Принцип полимерии распространяется не только на признаки, отличающиеся в равных количественных отношениях, но и на множество признаков, обнаруживающих самые различные как количественные, так и качественные отличия. С этой точки зрения явление полимерии можно рас-

сматривать как частный случай всеобщего взаимодействия генов в процессе осуществления признаков (так называемая плейотропия). Нетрудно видеть, что у Менделя мы имеем именно такой более обобщенный случай, когда «однозначности» действия наследственных факторов нет и, несмотря на то, что это затрудняло анализ, Мендель весьма проникновенно его наметил. Поэтому нет никаких оснований говорить о «принципе Нильсона-Эле» — перед нами один из многочисленных примеров незнания и непонимания представителями развивающейся науки работ ее классиков. *Стр. 37.*

[38] То, что Мендель очень интересовался происхождением рас и разновидностей растений, известно также из воспоминаний одного из его современников — Ниссля (Niessl, см. о нем в нашей статье, *стр. 126*). Он сообщил биографу Менделя Ильтису, что Мендель часто приносил из окрестностей Брюнна какие-либо отклоняющиеся от основного вида формы и культивировал их в продолжение ряда лет (Ниссль называет между прочим конкретную форму — *Ficaria calthaefolia* Reichb, которую Мендель культивировал рядом с основной формой — *Ficaria ranunculoides,* чтобы установить, приведут ли их одинаковые условия к сходству). Как заключает Ниссль, Менделя интересовала роль внешней среды в изменчивости, и, как он утверждает, Мендель пришел к отрицанию таковой (см. Iltis, 1935, стр. 66). Нужно, конечно, относиться с сугубой осторожностью к подобным показаниям, которые могли быть навеяны той неслыханной славой, которую неожиданно заслужил скромный друг Ниссля, и искренним желанием обнаружить у Менделя глубокое понимание проблем эволюции. Однако и здесь в тексте Менделя мы встречаем то же полное отрицание роли внешних условий в образовании разновидностей. Ссылка на примеры Pisum и Phaseolus имеет, очевидно, тот смысл, что ввиду их защищенности от перекрестного опыления у них не осуществляется гибридизация, что и объясняет их константность. Таким образом, Мендель выдвигал в качестве основного фактора образования разновидностей гибридизацию. Как известно теперь, после классических работ Иогансена (Iohannssen, 1903), облигатно самоопыляющиеся формы, подобные упомянутым Менделем, автоматически приобретают гомозиготность, и потомство каждого из растений является чистой линией. *Стр. 38.*

[39] Здесь Мендель развивает дальше доказательства роли гибридизации (а не внешних условий) в образовании разновидностей культурных растений. Он указывает, что в зависимости от гомозиготности и гетерозиготности (как сказали бы мы теперь) исходной формы ее потомство оказывается неизменным или измененным. Кроме того, для объяснения, почему все возможные гибридные формы («гибридные ряды») не обнаруживаются сразу при первом же скрещивании, он указывает на беспорядочность скрещиваний, благодаря чему «дальнейшее закономерное развитие» всех гибридных комбинаций «нарушается и задерживается». Таким образом, у культурных растений имеется еще в скрытом состоянии огромное число новых форм и разновидностей. *Стр. 39.*

[40] Вопрос о так называемых константных гибридах имел для Менделя огромное принципиальное значение — от решения его зависело признание закономерностей, установленных на горохе, универсальными и основными закономерностями наследования. Ввиду его чрезвычайной сложности, полное решение этого вопроса было не под силу Менделю и ввиду этого он вынужден был допустить наличие двух типов гибридов — расщепляющихся и не расщепляющихся. Дальше в тексте он и делает интересную попытку объяснения на единой основе своей теории обоих типов гибридов. По-видимому, этот исключительно сложный для того времени вопрос сыграл роковую роль в дальнейших исследованиях Менделя

и определил отношение современников (в частности Нэгели) к его гениальной работе. Неудача в решении этого вопроса на межвидовых скрещиваниях сыграла, по-видимому, не последнюю роль в отказе Менделя от дальнейшей научной работы. Лишь в наше время внесена полная ясность в этот вопрос. Прежде всего следует иметь в виду чрезвычайно низкий научный уровень огромного количества работ того времени, утверждавших о получении константных гибридов. В неточности и субъективизме был повинен и главный авторитет того времени — Гэртнер (ср. замечания Менделя в тексте и в письме к Нэгели от 31.XII 1866 г., *стр. 57—58*). Данный Менделем на предыдущей странице блестящий анализ роли числа комбинирующихся признаков и доминантности в обманчивом впечатлении, получаемом от небольших выборок гибридов, полностью подтвержден новейшими работами. При проверке новейшими исследователями некоторых «классических» примеров константных гибридов обнаружилось полное их соответствие обычным закономерностям расщепления, установленным Менделем. Так, константность упоминаемого Менделем гибрида *Dianthus armeria-deltoides,* сохраняющегося якобы в течение десяти поколений неизменным, опровергнута Вихлером (Wichler G. Untersuchungen über den Bastard Dianthus armeria und Dianthus deltoides nebst Bemerkungen uber einige andere Artkreuzungen der Gattung Dianthus. Zeitschr. Abst. Vereb., **10**, 1913). Расщепление гибрида *Geum urbano-rivale* показал Розен (Rosen D. Kreuzungsversuche *Geum urbanum* L.$\times$ *rivale* L. Bot. Notis, 1916). Наконец, несостоятельность знаменитых нерасщепляющихся гибридов ив, имевших, благодаря работе Вихуры, особенное влияние, доказана работами Гериберта Нильсона (Heribert N. Nilsson. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung Salix. Lunds Univ. Arskrift., N. F., 14, 1918; Die Entwicklung und Lösung einer mehr als hundertjärigen phylogenetischen Streitfrage, там же, 24, 1928. См. также критику описаний Вихуры в работе: M. Sirks. Waren die Salix Hybriden Wichuras wirklich konstant. Zeitschr. Abst. Vererb., **15**, 1916). Для нас теперь очевидно, что помимо малочисленности выборок гибридов, с которыми оперировали гибридизаторы того времени, огромную роль играл бессознательный отбор, который осуществляли они при сохранении гибридного потомства. Как установлено, при межвидовых скрещиваниях часто наблюдается стерильность подавляющего числа комбинаций в результате нарушения нормальных процессов конъюгации и расхождения хромосом; неудивительно поэтому, что дальнейшее потомство получалось от немногих форм с сбалансированным хромосомным механизмом, что и создавало видимость образования константной формы. *Стр. 41.*

[41] Здесь Мендель намекает, по-видимому, на наличие наследственных единиц — «элементов», «факторов», «задатков» (Anlagen), комбинирование и расхождение которых и определяет процессы наследования. Дальнейшее развитие этим представлениям дал Нэгели. Хотя он не счел нужным упоминать имя Менделя, но, по-видимому, именно влиянием последнего следует объяснить такие фразы в его книге, вышедшей в год смерти Менделя: «Бывают растения, цветы которых варьируют между голубой, красной, белой и желтой [окрасками], и я допускаю, что для этих окрасок в идиоплазме имеется столько же задатков» (Anlagen), «каждый видимый признак находится в идиоплазме в виде задатка, имеется поэтому столько же родов идиоплазмы, сколько бывает комбинаций признаков» (C. Nägeli. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, München, 1884, стр. 213 и 23). Дальнейшее развитие корпускулярной теории наследственности дал Вейсман. *Стр. 43.*

[42] Некоторая туманность выражений, к которым здесь вынужден прибегать Мендель, объясняется полным незнанием в то время процесса созревания половых клеток и связанных с ним явлений распределения хромосом. Неудивительно поэтому, что Менделю необычайно трудно было постигнуть причину того, что соединение (или «согласование» — Vermittlung) половых клеток «только преходящее и не распространяется за пределы жизни гибридного растения». Он еще не может отделить признака организма от наследственного фактора, закономерностей фенотипа от закономерностей генотипа. Поэтому механизм наследственной передачи (так называемая «традиционная проблема») он рассматривает неразрывно с явлениями осуществления признаков. В этом именно смысле он говорит о «законе развития», которому следует растение. Этот «закон» меняется в зависимости от того, соединяются ли однородные зачатковые клетки (гомозиготное растение) или неоднородные (гетерозиготные); в последнем случае для понимания «закона» образования гибридного растения Мендель считает необходимым осуществление какого-то процесса «уравновешивания», «согласования» «противоборствующих элементов». В этих неопределенных выражениях чувствуются отголоски представлений эпохи Менделя, рассматривавших наследственность как «силу», а процесс наследования как «борьбу» этих «сил». Все же Менделю удается гениально провидеть, что расщепление неизбежно должно иметь место при образовании половых клеток («различающимся между собой элементам удается выйти из вынужденного соединения только при развитии половых клеток»). В этом еще раз обнаруживается поразительное совпадение с ходом мыслей Нодэна (см. Сажрэ, Нодэн, Мендель, стр. 207). Однако Мендель видит глубже и отчетливее Нодэна; в частности ему понятен и другой постулат расщепления, что «различающиеся элементы при этом взаимно исключают друг друга» — это то, что найдет гораздо позже свое объяснение в редукционном делении хромосом. Здесь скрыт корень трудностей в восприятии идей Менделя для его эпохи. В этом смысле открытие Менделя было несколько преждевременно, и для достижения окончательной «зрелости» и рождения генетики биология должна была пройти еще этап выяснения закономерностей зачатковых элементов и известное противопоставление их «соме». Этим мы, как известно, обязаны во многом Вейсману, и при всех крайностях и ошибках некоторых его воззрений, они были необходимым и прогрессивным шагом вперед. Уже вместе с генетикой рождается окончательное понимание связи и различия «генотипа» и «фенотипа» (Иогансен). *Стр. 43.*

[43] Так называемое «превращение одного вида в другой» впервые осуществлено было Кёльрейтером, который считал это главнейшим своим достижением. Ему казалось, что при этом удается осуществить на живых существах то, что еще не удавалось на металлах, т. е. выполнить неизмеримо более трудную задачу (см. подробнее в нашей статье «Грегор Мендель и его предшественники», гл. III). Аналогичные опыты осуществлял Гэртнер. Как видно из дальнейшего изложения Менделя, «превращение» представляет собой попросту то, что теперь называют анализирующим скрещиванием (см. прим. 32, *стр. 141*), в результате которого гораздо более вероятно «извлечение» формы, содержащей основные гены используемого родительского растения. Далее Мендель сам дает классически ясное объяснение процессов, происходящих при так называемом «превращении видов». *Стр. 43.*

[44] См. *стр. 38—39* и прим. 38 (*стр. 144*). Краткость формулировок, даваемых здесь Менделем, затрудняет истолкование мнения, которого он придерживается по вопросу о происхождении видов. Как известно, Мендель хорошо был знаком

с теорией Дарвина (см. Iltis, 1924, стр. 66—67), однако, если судить по сообщениям современников (см. прим. 38, *стр. 144*), его очень занимал вопрос о причинах наследственной изменчивости. Мендель, по-видимому, полагал, что единственным существующим объяснением таковой является непосредственное воздействие среды в духе ламаркизма; однако он вполне справедливо считал это объяснение несостоятельным по крайней мере в отношении возникновения разновидностей культурных растений, которое им объясняется с точки зрения гибридизации. Именно вследствие этого Мендель с такой осторожностью подходит к вопросу о новообразовании растительных видов. Если верить воспоминаниям Ниссля, Мендель говорил (в связи с неудачными попытками вызвать изменения растений непосредственным воздействием среды): «Насколько я вижу, при создании видов природа не идет по этому пути; в этом должно принимать участие что-то еще» (Iltis, 1924, стр. 66). Очевидно, Менделю недоставало того, что было обнаружено с полной достоверностью лишь одновременно с возрождением менделизма — мутационного процесса. По-видимому, точный эмпирический ум Менделя не удовлетворяло простое постулирование внезапных наследственных изменений, которое лежало в основе теории Дарвина. Он тем более имел на это основания, так как первый в мире понял, сколько ошибок таит в себе попытка отделить новообразования от скрытых у предков признаков. Однако вряд ли можно с уверенностью говорить, что Мендель был сторонником неизменяемости видов (как утверждает Ильтис); ведь он же оговаривается, что «за этим взглядом нельзя признать безусловного значения». Таким образом, и в этом вопросе Мендель пытался опередить свою эпоху. *Стр. 46.*

О НЕКОТОРЫХ БАСТАРДАХ HIERACIUM, ПОЛУЧЕННЫХ ИСКУССТВЕННЫМ ОПЛОДОТВОРЕНИЕМ

[1] «О некоторых бастардах Hieracium» были напечатаны в восьмом томе «Записок общества естествоиспытателей в Брюнне» (т. VIII за 1869 г., вышедшем в 1870 г.; см. библиографию). Печатаемый в настоящем издании перевод Л. Бреславец (М., 1923) сверен с подлинным первопечатным изданием 1870 г., и в него внесен ряд исправлений. Другие существующие переводы этой работы см. в библиографии (*стр. 156*). Сведения о начале работы Менделя с ястребинками и о продолжительности ее см. нашу статью, *стр. 128*. *Стр. 49.*

[2] Фриз (E. Fries), известный знаток рода Hieracium, автор специальных монографий о них: «Symbolae ad historiam Hieraciorum» (1848), «Epicrisis...» (1862), «Hieracia europea exicata» (1865), в которых он полемизирует между прочим и против выставленной Нэгели точки зрения о гибридном происхождении ряда форм. *Стр. 50.*

[3] Мендель имеет в виду Нэгели, который в своей работе 1866 г. (Die systematische Behandlung der Hieracien rücksichtlich der Mittelformen, Sitzungsber. Akad. Wiss., München, 1866) говорит: «При современном состоянии наук я не вижу никакой другой возможности, кроме допущения, что виды Hieracium произошли путем превращения (Transmutation) либо из исчезнувших, либо из еще существующих форм, и налицо еще большая часть тех промежуточных членов, которые при распадении исходного вида на ряд новых видов естественно попутно образуются...» (Botanische Mittheilungen von Carl Nägeli, 2, Munchen, 1866, 346). *Стр. 51.*

[4] Напряженная работа с ястребинками вызвала у Менделя болезнь глаз, заставившую его прекратить в 1869 г. опыты. Он возобновил их в 1870 г., но загруженность его административно-общественной работой после избрания (30 марта 1868 г.) в прелаты монастыря вынуждает его окончательно прекратить опыты.

После 1871 г., к которому относятся последние опыты Менделя, и вплоть до самой смерти (1884) он больше уже не занимался опытами по гибридизации растений. См. нашу статью, *стр. 130. Стр. 53.*

[5] Причина загадочного поведения гибридов Hieracium выяснилась лишь значительно позже, в начале XX века. Оказалось, что среди этого рода распространена апогамия и поэтому одни виды дают потомство совершенно без участия пыльцы, а другие лишь частично допускают опыление. Этим объясняется то обстоятельство, что у ряда видов Hieracium Менделю, несмотря на многочисленные попытки, не удалось вовсе получить гибридов, а у других для этого пришлось затратить огромные усилия с ничтожными результатами. К тому же есть основания предполагать, что сами эти виды являются гибридными и таким образом может объясняться неконстантность первого поколения. Константность же второго и последующих поколений осуществляется в результате исключительно партеногенетического развития его, происходящего часто даже без всякого редукционного деления. *Стр. 54.*

ПИСЬМА К К. НЭГЕЛИ

[1] Письма Г. Менделя к К. Нэгели были опубликованы К. Корренсом, который получил их в 1904 г. у родственников последнего. По его публикации 1905 г. они переведены (см. библиографию). Корренс снабдил свое издание писем Менделя примечаниями, которые частично используются в дальнейшем комментарии. Об ответах Нэгели на письма Менделя известно лишь по его отметкам на последних, о которых сообщает Корренс в своих примечаниях. Кроме того, Г. Ильтис опубликовал почти полностью два обнаруженных им письма Нэгели (см. ниже прим. 7). *Стр. 55.*

[2] Среди работ Нэгели ряд публикаций посвящен описанию и определению дикорастущих гибридов родов Cirsium и Hieracium. Как известно, Нэгели придавал большое значение гибридизации в образовании новых видов (см. прим. 3, *стр. 147*). *Стр. 57.*

[3] Письмо, совершенно аналогичное этому абзацу письма к Нэгели, было послано Менделем другому выдающемуся ботанику А. Кернеру фон Марилауну. Оно датировано 1 января 1867 г. (см. факсимиле этого письма в книге: S t u b b e H. Kurze Geschichte der Genetik..., Jena, 1963, стр. 111). *Стр. 57.*

[4] См. в настоящем издании *стр. 22—24. Стр. 57.*

[5] См. о Гэртнере прим. 5 (*стр. 134*), где и приведено название упоминаемого Менделем труда. *Стр. 57.*

[6] Как мы уже указывали (см. прим. 15, *стр. 136*), под первым поколением Мендель подразумевал потомство от скрещивания гибридных форм между собой, т. е. то, что мы теперь считаем вторым поколением. *Стр. 58.*

[7] Нэгели ответил на это письмо лишь 25 февраля 1867 г., в котором он выражал сомнение, что данные Менделя, полученные на горохе, являются окончательными. Он заявляет: «Мне кажется, что опыты с Pisum еще не закончены, а еще только начаты. Недостатком всех современных экспериментов является то, что

они в настойчивости далеко отстают от Кельрейтера и Гэртнера». Правда, он тут же добавляет: «с удовольствием вижу, что Вы не впадаете в эту ошибку и идете по пути обоих Ваших знаменитых предшественников. Вам необходимо их превзойти, и по моему достигнуть успеха в учении о бастардах можно будет только, если окажется возможным провести исчерпывающие и всесторонние исследования одного объекта». В то же время Нэгели утверждает, что он «убежден, что у других форм Вы получите существенно иные результаты» и дает совет, сыгравший роковую роль в судьбе идей Менделя, заняться гибридами у ястребинок (Цит. по Iltis, 1924, стр. 130). *Стр. 59.*

[8] Мендель перечисляет названия работ Нэгели, которые он опубликовал в 1865—1866 гг. Краткое их изложение см.: А. Е. Гайсинович. Грегор Мендель и его предшественники (гл. VIII). *Стр. 60.*

[9] См. в нашем издании, *стр. 20. Стр. 61.*

[10] См. в нашем издании, *стр. 23—25. Стр. 61.*

[11] Спокойная и ясная уверенность, с какой Мендель опровергает утверждение Нэгели о том, что формулы расщепления, обобщенные им в алгебраической форме не являются «рациональными», т. е. закономерными и действительными для любого числа признаков, вызывают восхищение. В том-то и состоит величие и глубокое провидение гения Менделя, что он не ограничился простой констатацией полученных им эмпирических числовых данных, а сумел обобщить их в виде общей закономерности. Вызывает удивление, что даже Корренс усумнился в правильности доказательства Менделя, заявляя в примечании: «Я не уверен, вполне ли понял Мендель, чтó понимал Нэгели под эмпирическими и рациональными формулами». *Стр. 62.*

[12] Как указывает Корренс, Мендель больше никогда не сообщал данных об этих опытах. Между тем, как по неопубликованным данным Корренса, так и по опубликованным — Э. Чермака (1902), признак времени цветения у гороха является наследственным, который в гетерозиготном состоянии дает промежуточное проявление и в дальнейшем расщеплении. *Стр. 63.*

[13] См. в нашем издании, *стр. 18. Стр. 63.*

[14] См. в нашем издании, *стр. 23. Стр. 64.*

[15] В скобках цитируется, по-видимому, диагноз этого вида ястребинки, принадлежащий крупнейшему знатоку этого рода Фризу (см. о нем прим. 2, *стр. 147*). *Стр. 66.*

[16] Как указывает Корренс, Нэгели сделал пометку на письме, что речь идет о *Hieracium barbatum. Стр. 66.*

[17] Незнакомая местность (лат.). *Стр. 66.*

[18] Как указывает Корренс, это растение было определено Нэгели сначала как *Hieracium cinereum* Tausch, а затем, после сравнения с подлинным экземпляром последнего, он определил растение, присланное ему Менделем, как *H. setigerum* (промежуточная форма между *H. echioides* и *H. Pilosella*). *Стр. 66.*

[19] Очевидно, цитата из книги Гэртнера (ее название см. прим. 5, *стр. 134*). *Стр. 67.*

[20] Менделя удивляет, что в отличие от данных Гэртнера, по которым гибрид *Geum urbanum-rivale* обладает цветками по размерам, соответствующим виду *rivale,* и лишь в исключительных случаях наблюдаются мелкие цветки типа *urbanum,* он получил у своих гибридов все цветки мелких размеров. *Стр. 67.*

[21] Цитата из книги Фриза: «Высеянные рано Accipitrina обычно цветут в первый год» (лат.). *Стр. 68.*

[22] Как указывает Корренс, Мендель имел дело не с *Linaria striata*, а с *Linaria purpurea*. Полученные Менделем гибриды Linaria уже описывались Нодэном (1863). *Стр. 68.*

[23] Как указывает Корренс, детально изучавший гибриды у Mays (Bastarde zwischen Maisrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. Berlin, 1901). Мендель имел дело не с самостоятельным видом *Zea Cuzko*, в Европе не произрастающим, а с какой-то другой разновидностью, обладающей белым эндоспермом и беловатой семенной оболочкой. *Стр. 68.*

[24] Как указывает Корренс, вместо вида *Hieracium stoloniflorum*, определение которого, по-видимому, приписывал Мендель себе («Autorum»), в его статье указывается *H. flagellare* Rchb. *Стр. 69.*

[25] Как указывает Корренс, речь идет о *Hieracium barbatum*, по определению Нэгели (см. прим. 16, *стр. 149*). *Стр. 71.*

[26] Нэгели ответил на это письмо 28 апреля и прислал одновременно семена большинства просимых Менделем видов, обещал в дальнейшем прислать также живые растения. *Стр. 74.*

[27] В своем письме от 28.IV.1868 г. Нэгели извещал о случившемся с ним несчастном случае — повреждении глаза кипящим спиртом. Однако предсказание врача о потере глаза не оправдалось, и глаз в дальнейшем удалось спасти. *Стр. 75.*

[28] Нэгели ответил на это письмо 11 мая, послал ему живые экземпляры многочисленных видов ястребинок и приложил две схемы распределения среди видов ястребинок переходных и бастардных форм (см. эти схемы в немецком издании). *Стр. 75.*

[29] Корренс указывает, что речь идет о скрещивании *H. magyaricum* + *H. aurantiacum*. *Стр. 76.*

[30] Как указывает Корренс, в своей работе о ястребинках Мендель изменил диагноз материнского растения на *H. echioides*. По современной терминологии речь идет о *H. setigerum*. *Стр. 77.*

[31] Корренс указывает, что Мендель имел дело со скрещиванием *H. Auricula l. epilosum* + *H. Pilosella bruennense*, по А. Петеру (A. Peter, 1884) — *H. coryphodes* и *H. Mendelii*. *Стр. 77.*

[32] Корренс высказывает предположение, что речь идет о *H. magyaricum* и *H. Pilosella bruennense*. *Стр. 77.*

[33] По Корренсу — материнское растение *H. Auricula I. epilosum*. *Стр. 77.*

[34] Все латинские названия, сопровождающиеся буквой Н., вписаны Нэгели в оригинале письма. Буквой К обозначены дополнения Корренса. *Стр. 78.*

[35] Корренс указывает, что несомненно речь идет о *C. praemorsum* (*oleraceum* + *rivulare*) + *C. canum*. *Стр. 78.*

[36] Имеется в виду письмо III, см. *стр. 71*. *Стр. 78.*

[37] Корренс считает, что это бастард *C. canum* + *C. oleraceum* или *C. palustre*. *Стр. 79.*

[38] *Linaria vulgaris* + *L. striata* (K). См. об этом гибриде *стр. 72* и сл. *Стр. 79.*

[39] *Linaria vulgaris* + *L. genistaefolia*? (K.). *Стр. 79.*

[40] Корренс пишет по поводу этого скрещивания: «Неясно, о каком бастарде идет речь. Не существует *Antirrhinum vulgare*. Быть может речь идет об *A. majus* + *A.* (*glutinosum* var.) *rupestre* Boiss. et Reut.» *Стр. 80.*

[41] *Melandrium rubrum* + *M. album* (K.). *Стр.* 80.

[42] Нэгели ответил на это письмо 18 апреля. Он писал о большом значении полученных Менделем бастардов ястребинок и обещал выслать живые экземпляры, особенно альпийских видов. *Стр. 80.*

[43] Нэгели прислал Менделю живых ястребинок при письме от 27 апреля 1870 г. В промежутке между письмом последнего от 18 апреля 1869 г. и этой датой неизвестно никаких ответов Менделя. *Стр. 80.*

[44] К этому месту Нэгели сделал приписку: *H. cymigerum? Стр. 81.*

[45] Роковая мысль, к которой все больше и больше приходил Мендель в результате своей трудоемкой, и как мы теперь знаем, безуспешной попытки получить в достаточном количестве гибриды между основными видами Hieracium, в конце концов вынудила его оставить работу по гибридизации (см. подробнее прим. 40, *стр. 144—145*). *Стр. 84.*

[46] Опыты Нодэна описаны им в его большом исследовании по гибридизации у растений (1863), в котором он поразительно близко приблизился к пониманию закономерностей наследственности, установленным после него Менделем. (см. Ch. Naudin. Nouvelles recherches sur l'hybridité dans les végétaux. Nouv. Arch. du Museum, I, 35—37). Взгляды Дарвина на этот вопрос изложены в его сочинении «Изменения животных и растений при одомашнивании» (1868; см. Соч., т. 4, 1951, стр. 728—729). Он опирался на литературные данные и ссылается на Кёльрейтера, Гэртнера и Нодэна. Однако, позже им были описаны собственные опыты, изложенные в сочинении «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире» (1876; см. Соч., т. 6, 1950, стр. 278—279). По-видимому, ни Нодэн, ни Дарвин не понимали, что признание участия в оплодотворении более одного пыльцевого зерна неминуемо приведет к допущению участия в наследственности каждого индивидуального растения более чем одного мужского элемента. Как увидим, Мендель это прекрасно понимал и стремился поэтому доказать участие в оплодотворении лишь одного мужского элемента. В пользу этого говорили и все его опыты по гибридизации. *Стр. 85.*

[47] К подобным же выводам пришел и Корренс, исследовавший этот вопрос еще до своего знакомства с работами и письмами Менделя (см. Correns. C. Über den Einfluss, welchen die Zahl der zur Bestaubung verwendeten Pollenkörper, auf die Nachkommenschaft hat. Ber. Deutsch. Bot. Geselsch., 18, 422—435, 1900). *Стр. 85.*

[48] Повторные опыты Менделя о числе участвующих в опылении пыльцевых зерен изложены им в следующем письме (*стр. 87*). *Стр. 85.*

[49] По-видимому, Мендель имеет в виду приводимые Дарвином факты «неслияния признаков» при скрещивании (Соч., т. 4, 1951, стр. 510—512). Именно там приводятся факты распределения в потомстве признаков гладколистности и шероховатолистности у левкоев. О Mirabilis см. там же, стр. 422—423. *Стр. 86.*

[50] В своих исследованиях над окраской Matthiola Мендель хотел, по-видимому, применить сформулированную им еще в «Опытах» теорию полигибридного расщепления признаков окраски у культурных растений (см. *стр. 37* и прим. 36, *стр. 143*). Он возвращается к своим опытам над Matthiola и в следующем письме (*стр. 88*). *Стр. 86.*

[51] Нэгели приписал: *H. cymigerum* Rchb? *Стр. 86.*

[52] Нэгели приписал: *H. barbatum. Стр. 87.*

[53] Мендель прекрасно понял важность принципа «неслияния признаков» и сделал гениальную попытку объяснить его на основании допущения «элементов», находящихся в зачатковых клетках (см. раздел «Зачатковые клетки гибридов» в его «Опытах над растительными гибридами», *стр. 27,* а также прим. 33, *стр. 141*). *Стр. 88.*

[54] В настоящее время эти растения называются соответственно *Melandrium rubrum* и *Melandrium album. Стр. 88.*

[55] Догадка Менделя, что в описанном им случае числовых соотношений полов, какой-то «половой задаток» ведет себя как расщепляющийся наследственный признак, и, следовательно, определяющий женский, является доминантным, а определяющий мужской пол,— рецессивным, в общем подтвердилась, хотя и в более сложной форме. Впервые обосновал это предположение именно Корренс, заинтересовавшийся вопросом после ознакомления с высказываниями Менделя (см. разбор этого вопроса Корренсом в приложении к немецкому изданию писем, стр. 253—258). В настоящее время установлено, что в определении пола у Melandrium играют роль не только половые хромосомы, но и специальные гены в аутосомах и Y-хромосоме, а также конкуренция пыльцы при прорастании пыльцевых трубочек с X и Y-хромосомами (см. В. Л. Рыжков. Генетика пола. Харьков, 1936, стр. 170 и 222—224; подробнее M. Westergaard. Über den Mechanismus der Geschlechtbestimmung bei Melandrium album. Naturwissenschaften, **40**, 253—260, 1953). *Стр. 89.*

[56] Нэгели ответил на это письмо лишь 30 мая 1871 г., ссылаясь в качестве причины в задержке с ответом, на военные события (франко-прусскую войну). В письме давались некоторые советы по методике кастрации ястребинок и сообщались сведения по определению спорных видов. Однако на это письмо ответа Менделя не последовало, и через два года, 2 апреля 1873 г. Нэгели написал ему снова. О причине столь длительного молчания Менделя мы узнаём из его последнего письма от 18 ноября 1873 г. *Стр. 89.*

[57] Эта фраза свидетельствует, что Мендель весной 1873 г. ответил Нэгели. Однако это письмо до Нэгели не дошло и не сохранилось. *Стр. 89.*

[58] ad — к (лат.). *Стр. 90.*

[59] Нэгели приписал: *H. monasteriale?,* а Корренс добавил: «более вероятно *H. calomastix*». *Стр. 91.*

[60] Это последнее письмо Менделя к Нэгели, и на письма Нэгели от 23 июня 1874 г. и 1875 г. ответа не последовало. *Стр. 93.*

ПЕРЕЧЕНЬ ГИБРИДОВ, ПОЛУЧЕННЫХ МЕНДЕЛЕМ

Ниже дается перечень всех тех гибридов, о получении которых Менделем имеются упоминания в его сочинениях, письмах и сообщениях. При этом даются те видовые обозначения, которые применяет Мендель.

В настоящем списке приведены лишь те гибриды, создание которых Менделем не подлежит сомнению (ряд других видов, гибридизацией которых предположительно занимался Мендель, см. у Iltis H. Gregor Iohann Mendel, Berlin, 1924, стр. 103). Указываемый год первого получения гибрида имеет лишь ориентировочный характер: во всех случаях приводится наиболее ранний год, называемый Менделем; само собой разумеется, что одни и те же гибриды он мог получать неоднократно — как позже упоминаемого срока, так и ранее.

При ссылках на местонахождение описания или упоминания приняты следующие сокращения.

Опыты — Опыты над растительными гибридами.

Бастарды — О некоторых бастардах Hieracium, полученных искусственным оплодотворением.

Письма — Письма Менделя к К. Нэгели.

Отчеты — Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn, Sitzungs-Berichte, **IV**, стр. 52 и **VI**, стр. 32.

Гибрид	Время первого получения	Где упоминается
Antirrhinum		
vulgare + *rupestre* *	1868	Письма, VII
Aquilegia		
canadensis + *atropurpurea*	1866	» II
canadensis + *vulgaris*	1866	» II
canadensis + *Wittmaniana*	1866	» II

---

* Корренс указывает, что так как не существует вида *A. vulgare*, речь, по-видимому, идет о гибриде *A majus* + *A.* (*glutinosum* var.) *rupestre* Boiss. et Reut.

Гибрид	Время первого получения	Где упоминается
Calceolaria		
salicifolia + rugosa	1866?	» II
Campanula		
media + pyramidalis	1865	Отчеты, IV
Cirsium		
arvense + canum	1866	Письма, II
arvense + oleraceum	1866	» II
canum + oleraceum	1866	» III
praemorsum (= oleraceum + rivulare) + canum	1866	» II
praemorsum (= oleraceum + rivulare) + palustre	1866	» II
Dianthus		
Caryophyllus (цветовые расы)	?	Опыты
Geum		
urbanum + rivale (= intermedium)	1866	Отчеты, VI Письма, II, III
Hieracium		
Auricula + aurantiacum	1868	Бастарды или Письма
Auricula + Pilosella	1869	
Auricula + cymosum	1867	
(Auricula + Piliosella) + Auricula	1868	
Auricula + pratense	1868	
cymosum + Pilosella	1868	
Echioides (praealtum?) + aurantiacum	1867	
Pilosella + Auricula	1867	
praealtum + aurantiacum	1867	
praealtum + flagellare	1868	
(praealtum + aurantiacum) + aurantiacum	1868	
(praealtum + aurantiacum) + praealtum	1868	
[*praeltum (Bauh?) + aurantiacum*] + *Pilosella*	1869	
praealtum (Bauh) + *Pilosella*	1868	
praealtum (München) + *Pilosella incanum* (München)	1870	
Ipomea		
purpurea (цветовые расы)	1866	Письма, II
Lathyrus		
?	?	Опыты
Linaria		
vulgaris + striata	1866?	Письма, II

Гибрид	Время первого получения	Где упоминается
Lychnis		
diurna + vespertina *	1868	Письма, VII, VIII
Matthiola		
annua (цветовые расы)	1864?	» II
glabra (опущенные и неопущенные)	186?	» VIII
Mirabilis		
Jalappa + longiflora	186?	» VII
Phaseolus		
nanus + multiflorus	?	Опыты
nanus + vulgaris	?	»
Pisum		Опыты
(разнообразные расы)	1854?	Письма
Tropaeolum		
majus + minus	1865	Письма
Verbascum		
phoenicum + Blattaria	1864	Отчеты, IV Письма, III
Zea		
Mays major + Cuzko *	1866	Письма, II
Mays major + minor	1866	»

* — *Melandrium rubrum + M. album.*

** См. прим. 23, *стр. 150.*

БИБЛИОГРАФИЯ

ГРЕГОР МЕНДЕЛЬ

(печатные работы, доклады и сообщения)

Прижизненные публикации

Über die Verwüstung des Gartenrettichs durch Botys (Scopolia) margaritalis. Vortrag.— Verhandl. Zool.-bot. Vereines Wien, **3**, 1853, 116—118.

Über Bruchus pisi (Schriftliche Mitteilung).— Verhandl. Zool.-bot. Vereines. Wien, **4**, 1854, 27—30.

Bemerkungen zu der graphisch-tabellarischen Überischt der meteorologischen Verhältnisse von Brünn.— Verhandl. naturforsch. Vereines Brünn, **1**, 1863, 246—249.

Meteorologische Beobachtungen aus Mähren und Schlesien für die Jahre 1863—1866.— Verhandl. naturforsch. Vereines Brünn, **2**, 1864, 99—127; **3**, 1865, 209—220; **4**, 1866, 318—330.

Versuche über Pflanzenhybriden. Verhandl. naturforsch. Vereines Brünn, **4**, 1866, Abhandlungen, 3—47.

Über einige aus künstlichen Befruchtung gewonnene Hieraciumbastarde.— Verhandl. naturforsch. Vereines Brünn, **8**, 1870, Abhandlungen, 26—31.

Die Windhose vom 13 October 1870.— Verhandl. naturforsch. Vereines Brünn, **9**, 1871, 229—259.

[Доклады по пчеловодству в Brünner Bienenzuchtverein. «Honigbiene von Brünn», 1870—1878]

Посмертные переиздания и публикации

Versuche über Pflanzenhybriden. «Flora», **89**, 1901, 364—403.

Versuche über Pflanzenhybriden. Zwei Abhandlungen (1865 und 1869). Herausg. von Erich Tschermak. Leipzig, 1901 (Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften, N 121). Neu-Auflagen: 1911, 1923, 1940.

Versuche über Pflanzenhybriden.— Verhandl. naturforsch. Vereines Brünn, **49**, 1911.

Versuche über Pflanzenhybriden. Facsimile Ausgabe. Berlin, 1917, 1959.

Gregor Mendels Briefe an Carl Nageli. 1866—1873. Ein Nachtrag zu den veröffentlichten Bastardierungsversuchen Mendels.— Abhandl. Math.-Phys. Kl. Sachs. Ges. Wiss., **29**, № III, 189—265, 1906. Перепечатано в кн.: C. C o r r e n s. Gesammelte Abhandlungen... Berlin, 1924, 1233—1297.

Русские переводы

Грегор Мендель. Опыты над растительными гибридами. Перевод с немецкого К. Фляксбергера.— Труды Бюро по прикл. ботанике, т. XI, 1910, стр. 479—529 и отдельно: СПб., 1910.

Грегор Мендель. Исследование над гибридами растений. Перевод с немецкого С. Егуновой. Совет СПб биологической лаборатории П. Ф. Лесгафта. СПб, 1912.

Грегор Мендель. Опыты над растительными гибридами [Сокр. текст]. В кн.: Генетика. Этапы менделизма. Сборник статей под редакцией и с предисловием проф. А. А. Сапегина. Одесса, 1923, стр. 7—35.

Грегор Мендель. Опыты над растительными гибридами. Перевод Л. Бреславец, под редакцией Н. К. Кольцова. М., 1923 («Классики естествознания», кн. 10).

Грегор Мендель. Полное собрание биологических работ. Перевод и вступительный очерк К. А. Фляксбергера. Л., 1929 («Классики мировой науки». Приложение к журналу «Вестник знания», кн. 6).

Грегор Мендель. Опыты над растительными гибридами. Перевод проф. К. А. Фляксбергера. Вводная статья и общая редакция академика Н. И. Вавилова. М., 1935 («Классики естествознания»).

Сажрэ О., Нодэн Ш., Мендель Г. Избранные работы о растительных гибридах. Редакция, статья и комментарии А. Гайсиновича. М., 1935 («Классики биологии и медицины»).

ЛИТЕРАТУРА О Г. МЕНДЕЛЕ

Арсеньева М. А. и Рокицкий П. Ф. Мендель Грегор Иоганн. Большая медицинская энциклопедия, **17**, 1960, стр. 993—995.

Астауров Б. Л. У истоков современной генетики. 100-летний юбилей менделевских законов наследственности.— «Природа», № 3, 1965, стр. 87—91.

Атабекова А. Грегор Мендель и закон наследования.— «Наука и жизнь», № 2. 1965, стр. 34—37.

Гайсинович А. Е. Грегор Мендель и его предшественники. В кн.: О. Сажрэ Ш. Нодэн, Г. Мендель. Избранные работы о растительных гибридах. М., 1935 (О Менделе: стр. 94—119, 327—328).

Гайсинович А. Е. Мендель Иоганн Грегор. Большая Советская энциклопедия. **38**, 1938, стр. 795—797.

Корренс К. О. О жизни и работе Грегора Менделя. В кн.: Г. Мендель. Опыты над растительными гибридами. М., 1923, стр. 52—64.

Ростан Ж. Иоганн Грегор Мендель.— «Курьер ЮНЕСКО», № 4, 1965, стр. 16—19.

Тимирязев К. А. Мендель. Энциклопедический словарь Гранат, т. 28, стр. 443; перепечатано: Соч., **6**, 1939, стр. 255—265.

Тимофеев-Ресовский Н. В. О Менделе. Бюлл. Моск. Об-ва испыт. природы, отд. биол., **70**, вып. 4, 1965, стр. 15—22.

Филипченко Ю. А. Грегор Мендель. В кн.: Френсис Гальтон и Грегор Мендель. Л., 1925, стр. 59—85.

Фляксбергер К. А. Грегор Иоганн Мендель (биографический очерк). В кн.: Г. Мендель. Опыты над растительными гибридами. М., 1935, стр. 13—23.

Iltis H. Gregor Iohann Mendel. Berlin, 1924.
Krumbiegel I. Gregor Mendel und das Schicksal seiner Entdeckung. Stuttgart, 1957.
Richter O. Biographisches über Pater Gregor Mendel aus Brünns Archiven.— Reprinted from the Memorial Publication in honour of the 100th birthday of J. G. Mendel. Prague, 1924.
Richter O. Gregor Mendels Reisen.— Verhandl. Naturforsch. Vereines Brünn, **63**, 1932.
Richter O. 75 Jahre seit Mendels Großtat und Mendels Stellungnahme zu Darwin's Werken auf Grund seiner Entdeckungen.— Verhandl. Naturforsch. Vereines Brünn, **72**, 1941.
Roberts H. F. Plant hybridisation before Mendel. Princeton, 1929. (О Менделе: 286—319).
Sootin H. Gregor Mendel, father of the science of genetics. N.— Y., 1959. [Повествовательное изложение].
Stubbe H. Kurze Geschichte der Genetik bis zur Wiederentdeckung der Vererbungsregeln Gregor Mendels. Jena, 1963. (О Менделе: 101—115).

СОДЕРЖАНИЕ

Опыты над растительными гибридами (1865) 9
О некоторых бастардах Hieracium, полученных искусственным оплодотворением (1869) 49
Письма к К. Нэгели (1866—1873) 57

ПРИЛОЖЕНИЯ

От редакции 97
Н. И. Вавилов. Менделизм и его значение в биологии и агрономии 98
Б. Л. Астауров. К столетию открытия основных закономерностей наследственности 107
А. Е. Гайсинович. Грегор Мендель (биографический очерк) 118
Комментарии 133
Перечень гибридов, полученных Г. Менделем 153
Библиография 156
Грегор Мендель (печатные работы, доклады и сообщения) 156
Литература о Г. Менделе 157

Грегор Мендель

ОПЫТЫ НАД РАСТИТЕЛЬНЫМИ ГИБРИДАМИ

Печатается по постановлению
Президиума Академии наук СССР
от 5 февраля 1965 г.

Редактор *Ю. А. Пашковский*
Технический редактор *Ю. В. Рылина*

Сдано в набор 15/VI 1965 г. Подписано к печати 22/VII 1965 г.
Формат 70×90$^1/_{16}$. Печ. л. 10+2 вкл. Усл. печ. л. 11,76+2 вкл.
Учетн. изд. л. 9,0(8,9+0,1 вкл.). Тираж 5000 экз.
Изд.№ 409/65. Тип. зак. № 2659. Темплан 1965 г. БЗ № 32.

Цена 85 к.

Издательство «Наука»
Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука»
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
32	8 сн.	$\frac{A}{a}$ и	$\frac{A}{a}$ и $\frac{a}{A}$
63	8 сн.	позволю	позволяю
64	13—15 сн.	цветка	семени
70	9 сн.	опущены	опушены
74	18 св.	видом	родом
75	5 сн.	уважением	уверением
150	1—2 св.	*striata*, а с *Linaria purpurea*	*purpurea*, а с *Linaria striata*
160	Выходные данные	Темплан 1965 г. БЗ № 32	БЗ № 32 — 1965 г. № 12

Г. Мендэль



Gregor Mendel



ГРЕГОР МЕНДЕЛЬ
1868 г.


НАД РАСТИТЕЛЬНЫМИ ГИБРИДАМИ
Г. МЕНДЕЛЬ

85 к.